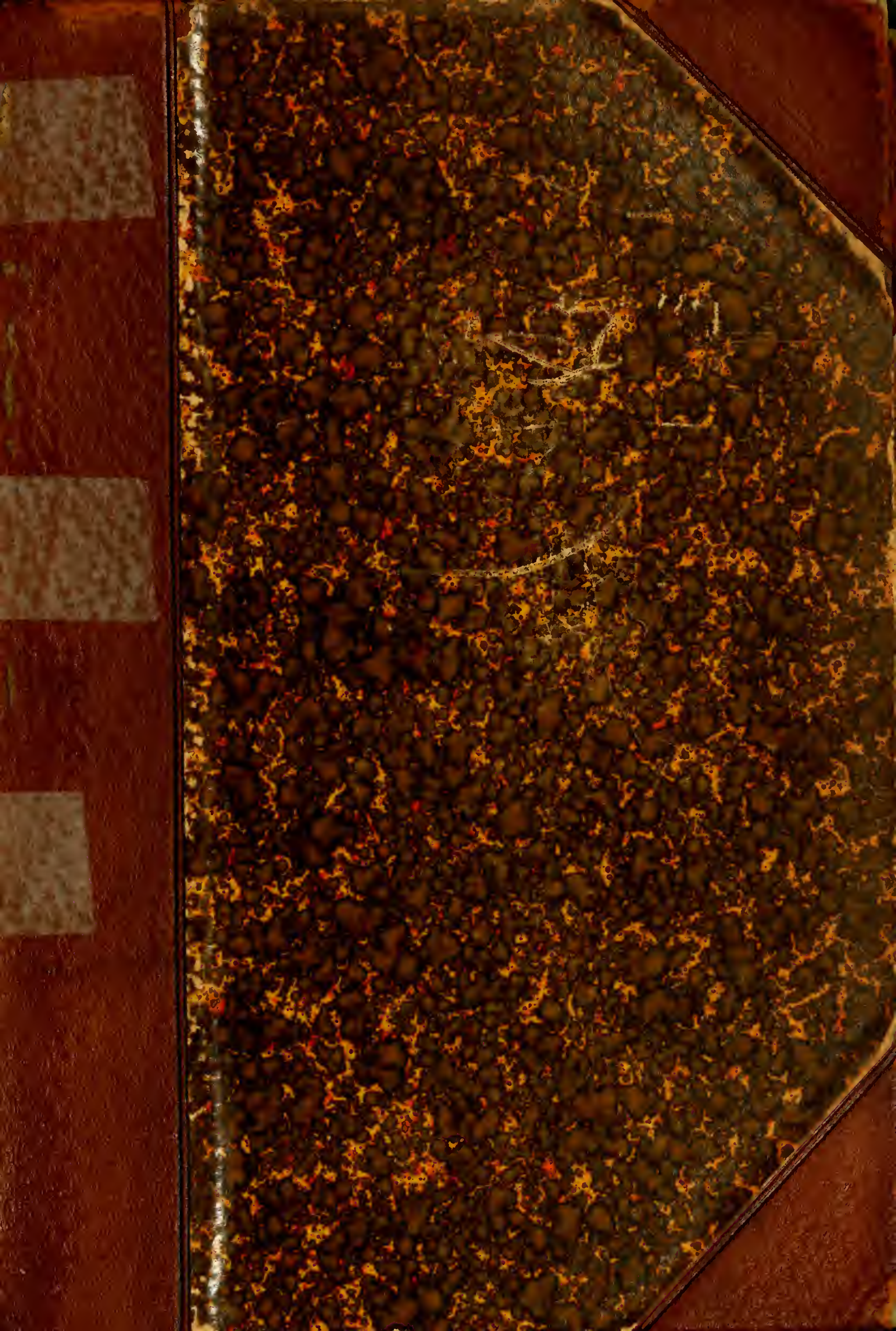












ARBEITEN

AUS DEN

ZOOLOGISCHEN INSTITUTEN

DER

UNIVERSITÄT WIEN

UND DER

ZOOLOGISCHEN STATION IN TRIEST.

BEGRÜNDET VON

CARL CLAUS

FORTGEFÜHRT VON

DR. KARL GROBBEN
O. Ö. PROFESSOR
UND VORSTAND DES I. ZOOLOG. INSTITUTES
AN DER UNIVERSITÄT WIEN

UND

DR. BERTHOLD HATSCHEK
O. Ö. PROFESSOR
UND VORSTAND DES II. ZOOLOG. INSTITUTES
AN DER UNIVERSITÄT WIEN

TOM. XVI.

Mit 20 Tafeln und 14 Textfiguren.

WIEN, 1906.

ALFRED HÖLDER,

K. U. K. HOF- UND UNIVERSITÄTS-BUCHHÄNDLER,
BUCHHÄNDLER DER KAISERLICHEN AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN,
I., ROTENTURMSTRASZE 13.

XVI. Band.

Inhalt.



507

Weitere Untersuchungen über die Morphologie und Entwicklungsgeschichte des Insektenovariums.

Von

Dr. Heinrich Ritter von Wielowieyski.

(Mit 3 Tafeln.)

Durch anderweitige Pflichten verhindert, meine seit zwei Jahrzehnten begonnenen Untersuchungen zum Abschluß zu bringen, bemerkte ich doch in der allerletzten Zeit, daß eine Anzahl der von mir schon damals erzielten Resultate teilweise unberücksichtigt blieben, teilweise denselben aber widersprochen wurde, so daß z. B. in den zwei hervorragendsten Publikationen, dem ausgezeichneten Lehrbuche der vergleichenden Entwicklungsgeschichte von KORSCHELT und HEIDER[1]), sowie der schönen Monographie von HENNEGUY[2]) Angaben vorliegen, die schon auf Grund jener Publikationen als veraltet oder strittig erscheinen dürften.

Dieser Umstand bewog mich, diesbezügliche Untersuchungen wieder aufzunehmen und zu erweitern, um wenigstens diejenigen Kontroversen klarzustellen, die am auffallendsten erscheinen und den Einblick in diesbezügliche Form- und Funktionserscheinungen jener so interessanten und komplizierten Organe verdunkeln.

Diese Klarstellung ist um so erwünschter, als bei deren Durchführung eine ganze Reihe neuer Gesichtspunkte und Probleme auftauchen, deren weitere Behandlung erst nach der Erledigung der elementaren Fragen über Bau, Entwicklung und Funktion jener Apparate unternommen werden kann.

Bevor ich zur Darstellung meiner neuesten Untersuchungsresultate übergehe, muß ich doch auf einige Hauptmomente zurück-

---

[1]) KORSCHELT-HEIDER, Lehrbuch d. Entwicklungsgesch. d. wirbellosen Tiere. Jena 1902.

[2]) HENNEGUY, Les Insectes. Paris 1903.

kommen, welche in der schon ganz umfangreichen Literatur dieses Gegenstandes zu verzeichnen sind, da aus denselben die Tragweite neuerer Tatsachen präzisiert werden kann.

So finden wir schon bei STEIN[1]) eine Beschreibung der Insektenovarien, in welcher zweierlei Elemente geschildert werden, die aber nicht als Zellen (Eizellen und Dotterzellen), sondern als eibildende, in homogener Plasmamasse eingebettete Kerne gelten.

Die zellige Natur beiderlei Elemente wird aber bald nachher von HERM. MEYER[2]) erkannt, der dieselben durchaus für Eizellen hält, welche teilweise rückgebildet werden, um Nahrungsmaterial für wenige Eizellen zu liefern. Dieselbe Anschauung wird von WALDEYER[3]) geäußert, wobei aber die ernährende Tätigkeit dieser Zellen, die auch schon von LUBBOCK[4]) anerkannt wurde, geleugnet wird.

ALEX. BRANDT[5]) widerspricht entschieden der Ansicht, daß die Dotterzellen Abortiveier seien, wobei er aber seine sonderbare, schon damals nicht mehr haltbare „Keimbläschentheorie des Eies" aufstellt, wonach das Keimbläschen die eigentliche Eizelle darstelle, welche nur im Laufe der Reifung durch Dotteraufnahme vergrößert werde. Nach seiner Schilderung „finden sich in der Endkammer der Eiröhre, in eine spärliche Zwischensubstanz eingebettet, helle, rundliche, sich durch Teilung vermehrende Elemente. Diese dürften an der Peripherie der Eiröhre an und für sich zu genuinen Epithelzellen werden, in der Tiefe jedoch sich durch eine große Ablagerung und Individualisierung von Zwischensubstanz (Dotter) zu Eianlagen und Dotterbildungselementen gestalten".

Wenn es sich aber um das Verhältnis handelt, in welchem sich beiderlei obenerwähnte Elemente der Eiröhren zum Follikelepithel befinden, so wurde dasselbe schon früher von LEUCKART[6]) viel klarer ausgesprochen, indem er feststellt, daß es das Follikel-

---

[1]) STEIN, Vergleichende Anatomie und Physiologie der Insekten, in Monographien bearbeitet. I. Die weibl. Geschlechtsorgane d. Käfer. Berlin 1847.

[2]) H. MEYER, Über Entwicklung des Fettkörpers, der Tracheen und der Geschlechtsdrüsen bei den Lepidopteren. Zeitschr. für wissensch. Zool., Bd. I, 1849.

[3]) W. WALDEYER, Eierstock und Ei. Ein Beitrag zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Sexualorgane. Leipzig 1870. Derselbe, Eierstock und Nebeneierstock. STRICKERS Handbuch der Histologie. Leipzig 1871.

[4]) J. LUBBOCK, On the ova and pseudova of Insects. Philos. Transactions, 1860.

[5]) A. BRANDT, Über die Eiröhren von Blatta germanica. Mém. Acad. St. Petersb., T. XXI. Derselbe, Das Ei und seine Bildungsstätte. Leipzig 1878.

[6]) R. LEUCKART, Artikel Zeugung im Handwörterbuch der Physiologie von RUD. WAGNER. Braunschweig 1853.

epithel ist, welches, die ganze Oberfläche der Eiröhre bedeckend, in der Kategorie der sogenannten „meroïstischen“, d. h. mit Dotterelementen versehenen Eiröhren zwischen die einzelnen, aneinander gereihten Eizellen eintritt und durch entsprechende Vergrößerung seiner Elemente die bekannten Dotterzellen liefert.

Huxley[1]), Lubbock[2]) und Claus[3]) stimmen wohl mit der Ansicht Leuckarts überein, gehen nun aber noch weiter in der Homologisierung diesbezüglicher Elemente, indem sie sowohl die Ei- als die Dotter- und die Epithelzellen aus gemeinsamen Embryonalzellen ableiten, was aber wiederum von Metschnikoff[4]) nicht anerkannt wird, indem dieser Forscher die Ei- und Dotterzellen von ganz besonderen „Polzellen“, die Epithelzellen des Ovariums aber von den eigentlichen Geweben des Embryos ableitet.

Wenn nun solcherlei Kontroversen in den Anschauungen der älteren Forscher nicht wundernehmen, indem dieselben mit allzu unbeholfenen Untersuchungsmethoden operierten, so sind weitere, bei den schon mit dem ganzen Arsenal histologischer Hilfsmittel ausgerüsteten Beobachtern bestehende Meinungsunterschiede nur durch die besondere Schwierigkeit der Behandlung der Eiröhren der Insekten erklärlich.

So finden wir noch im Jahre 1885 eine geradezu sensationell wirkende Arbeit von Will[5]), welche die meisten darüber bekannten Ansichten mit Ausnahme vielleicht der Brandtschen über den Haufen wirft und ganz ungewöhnliche Bildungs- und Ernährungsvorgänge beschreibt.

Die Eiröhre der Hemipteren enthält, wie bekannt, an ihrem dem Vorderende des Tieres zugewendeten Scheitel eine kolbenförmige Anschwellung: die Endkammer.

Auf Längsschnitten, die von diesem Forscher abgebildet werden, erscheint dieses Organ als eine mit strukturloser Substanz erfüllte Röhre, deren Apikal- und Seitenteil eine Menge lose verteilter Zellkerne enthält, zwischen welchen keine Zellgrenzen zu gewärtigen

---

[1]) Th. Huxley, On the agamic reproduction and morphology of Aphis. Trans. of the Linn. Soc. of London, XXII, 1859.

[2]) Lubbock, On the ova and pseudova etc.

[3]) Claus, Beobachtungen über d. Bildung d. Insekteneies. Zeitschr. f. wissensch. Zool., XVI, 1866.

[4]) El. Metschnikoff, Embryologische Studien an Insekten. Zeitschr. für wissenschaftl. Zool., XVI, 1866.

[5]) Ludwig Will, Bildungsgeschichte und morphol. Wert des Eies von Nepa cinerea L. und Notonecta glauca L. (Zeitschr. für wissenschaftl. Zool., 1885).

sind. Am Scheitel der Endkammer klein und dichtgedrängt, werden sie gegen die untere Partie derselben immer größer und gleichzeitig soll ihr Inhalt ganz eigentümlichen Veränderungen unterliegen. Ihr Chromatininhalt, welcher in den oberen, kleineren Kernen ganz gleichmäßig verteilt war und in der Mitte ein deutliches Kernkörperchen zeigte, zerfällt in den tiefer gelegenen Zellkernen in kleinere, lose herumliegende Kügelchen, die entweder, die Kernmembran durchbohrend, reihenweise heraustreten, um sich in der umgebenden Substanz als einzelne Tochterkerne zu zerstreuen, oder in den Kernen zurückbleiben, um erst nach vollständiger Auflösung deren Membranen frei zu werden (l. c. pag. 321, Fig. 2, 3, 12, 13 und 14).

Bei *Notonecta glauca* wird noch ein anderer Modus der Bildung jener Zellkerne angegeben. Aus einem großen Ooblasten (l. c. Fig. 15) soll das Chromatin als ein dünner Streifen herausfließen, aus welchem in der umgebenden Substanz sich dann Zellkerne differenzieren, begleitet und umgeben von einer Zone vom Kernsaft des Ooblasten, woraus der Zellenleib der epithelialen Elemente entstehen soll. Endlich beschreibt noch Will Ooblasten mit nur wenigen Chromatinpartikeln, welche letztere nach Platzen der Kernmembran einzeln den Ooblasten verlassen und sich entweder direkt oder nach vorhergegangener Teilung in Epithelzellkerne umwandeln.

Was die Bildung der Eizellen anbelangt, so findet dieselbe nach Will direkt aus den Ooblasten statt.

Trotz des Ausströmens von Kernsaft aus diesen letzteren und dem vorerwähnten Heraustreten des Chromatins zwecks Bildung von Epithelzellen — ist noch nicht aller Kernsaft der Ooblasten verbraucht und der Überrest davon findet sich als heller Fleck an der Stelle, wo früher der Ooblast lag. In diesem Fleck tritt ein stark lichtbrechendes Körperchen auf, der spätere Keimfleck der Eizelle, und in seiner Umgebung bildet sich eine Membran, die anfangs aus lauter kleinen Körnchen besteht; es ist die Membran des Keimbläschens, dessen Aufbau hiermit vollendet wird. Das Keimbläschen ist in diesem Zustand, wie ihn der Verfasser hervorhebt, nur um ganz weniges größer als die Epithelzellkerne. Der Protoplasmateil der Eizelle nimmt seinen Ursprung auf die Weise, daß sich der den Ooblasten umgebende Plasmaballen direkt in ihn umwandelt. Die aus dem Ooblasten hervorgehenden Tochterkerne rücken in diesem Falle einfach an die Peripherie des Ballens und umgeben ihn in Gestalt eines Follikelepithels, das junge Ei auf diese Weise

nach außen abgrenzend. Da aber nicht alle Ooblasten einen abgegrenzten Plasmahof um sich haben, sondern die einzelnen Plasmahöfe oft miteinander zu einer gemeinsamen Masse verschmolzen sind, so muß sich aus dieser letzteren der Körper des Eies auf andere Weise differenzieren. Dies geschieht nun dadurch, daß Epithelzellen, die nicht nur von einem bestimmten, sondern von verschiedenen Ooblasten abstammen, von der Oberfläche der Endkammer her in dünnen Lamellen sich in die gemeinsame Protoplasmamasse einschieben und letztere auf diese Weise in einzelne Eianlagen zerteilen. Die das Ei umgebenden Epithelzellen rühren also in diesem Falle nicht allein von dem Ooblasten her, welchem das betreffende Keimbläschen entstammt, sondern sie sind — wie sich WILL allgemein ausdrückt — „ooblastischen Ursprungs“.

Gegenüber jener Schilderung habe ich sofort Partei ergriffen und zuerst kurz in einer vorläufigen Mitteilung und gleichzeitig in einer umfangreicheren Arbeit meine diesbezüglichen Ansichten auseinandergesetzt[1]), welche ich im großen und ganzen auch heute als vollkommen richtig anerkenne und hier etwas genauer anführen muß, nachdem die polnische Arbeit leider allzuwenig bekannt wurde und deshalb zur Verhütung mancher, von späteren Autoren begangener Irrtümer nicht beitragen konnte.

Der erste Blick auf meine damaligen Zeichnungen, deren einige hier unverändert wiedergegeben wurden, zeigt, daß ich keinen einzigen Punkt der ganzen Ooblastentheorie sowohl als auch der Beschreibung der Eibildungsvorgänge der WILLschen Arbeit akzeptieren konnte.

An Stelle einer homogenen strukturlosen Plasmamasse mit zerstreuten Zellkernen fand ich die Endkammer aus deutlichen, scharf begrenzten Zellen zusammengesetzt, die auf der ganzen Oberfläche des oberen Teiles der kolbenförmigen Endkammer dichtgedrängt aneinander liegen, nur hie und da durch peripherische Stränge einer hyalinen faserigen Substanz voneinander getrennt, die in der Mitte der Endkammer einen ebenso faserigen Medullarteil bildet.

Die Kerne jener Zellen der Endkammer sind weit entfernt, jene sonderbaren Verwandlungen durchzumachen, wie sie bei WILL geschildert wurden. Es sind (wie es meine damaligen Figuren, hier

---

[1]) v. WIELOWIEYSKI, Über die Eibildung bei der Feuerwanze. Zool. Anz. 1885. Derselbe, Über den Bau des Insektenovariums. Verh. d. Akad. d. Wiss. in Krakau. Math.-naturw. Klasse, Bd. XV, 1886 (vorgelegt am 20. Mai 1885), polnisch.

mit Nr. 1, 4 und 5 bezeichneten Abbildungen zeigen) typische Gewebskerne mit normalen Chromatinfäden und Kernkörperchen versehen, die ich somit nicht als Eibildner betrachten konnte.

Die Eibildung resp. Reifung der weiblichen Keimzellen in allerersten Larvalstadien findet nach diesen meinen Zeichnungen im unteren Abschnitte der Endkammer statt. Dort, wo die großen Zellen aufhören, findet man eine besondere Schichte ganz genau gesonderter Zellen, die sich von den ersteren dadurch scharf abheben, daß gerade ihre kleinsten Individuen dicht an die größten Zellen des oberen Teiles der Endkammer stoßen und außerdem ihre Zellkerne noch besonders klein im Vergleiche zu den obgenannten erscheinen.

Diese Gruppe, die sich besonders leicht auf Fig. 3 und 5 (l. c.) unterscheiden läßt — sind die jungen Eizellen (Keimzellen).

Oben noch sehr klein und rund, auf meinen Präparaten eine besonders deutliche Chromatinreaktion ihrer Zellkerne aufweisend, werden sie nach unten zu immer größer, wobei sie den Chromatininhalt ihrer Kerne verlieren und dieselben zu typischen „Keimbläschen“ verwandeln.[1])

Gleichzeitig aber konstatiert man auf jenen Präparaten, daß diese Eizellen charakteristische Ausläufer nach oben aussenden, die man (l. c. Fig. 3, 5, 7) bis in den Markraum der Endkammer verfolgen kann, wo sie in dünne, fein verzweigte Ausläufer zerfallen und zwischen einzelne Zellen der Endkammer eintreten.

Auf angeführten Abbildungen sind weiterhin noch Epithel- oder Follikelzellen zu beobachten, deren vermeintliche Entstehung in den „Ooblasten“ der Endkammer von Will beschrieben wurde.

Diese Zellen, welche sonst die ganze Eiröhre samt Endkammer auskleiden, sind in größerer Masse an einer Stelle angehäuft, welche dicht unterhalb der Brutstätte der jungen Eizellen liegt. Dort sind sie dicht zusammengedrängt und lassen nur hie und da Lücken für die sie durchbrechenden Ausläufer der nach untenhin gleitenden Eizellen frei. Die Elemente dieser Gruppe sind verhältnismäßig sehr kleine, das Maß der kleinsten Eizellen nicht erreichende Zellen, mit deutlichen chromatinreichen Zellkernen, die auf meinen Präparaten vielfach in karyokinetischer Teilung gefunden wurden.[2])

---

[1]) Vgl. näheres darüber in meinem Aufsatz: Vorläufige Bemerkungen über die Eizelle. Biol. Zentralblatt, 1884 und Das Keimbläschenstadium des Geschlechtskernes. Zool. Anzeiger, 1886.

[2]) Diesbezügliche karyokinetische Figuren, die ich schon in meinem ersten Aufsatze Zool. Anz. 1885 erwähnt hatte, sind wohl die ersten, die bei Hexapoden

Von diesem Punkte aus gehen die sich immer vermehrenden Zellen in allen Richtungen auseinander, wobei sie hauptsächlich die nach unten vorrückenden Eizellen begleiten, einfassen und in den tiefer stehenden Eikammern als chorionbildendes Follikelepithel bedecken.

Aus solcherlei Elementen bestehend, konnte die Endkammer der Hemipteren in ihrer organbildenden sowie ihrer physiologischen Tätigkeit schon damals definitiv erklärt werden.

Sie dokumentiert sich somit teilweise wirklich als Eibildungsstätte, indem ihr unterer (Hals-) Teil die jungen Eizellen (Keimzellen) beherbergt, teilweise aber in ihrem weitaus größten Teile als drüsiges Organ, dessen Zellen — aller organbildenden Tätigkeit bar — zur Vorbereitung von Nahrungssubstanz für die jungen Eier bestimmt sind.

Die Markschicht der Endkammer erschien in dieser meiner Darstellung als ein Geflecht von feinen, faserigen Fortsätzen, die von den in der Eiröhre aneinandergereihten, jüngeren und älteren Eizellen stammen und zwecks Nahrungsaufnahme in immer feinere Ästchen „pinselförmig" verzweigt, mit ihren letzten Ausläufern bis an die drüsigen Zellen herankommen und mit denselben verschmelzen.

Diesen Verhältnissen, die außer den Hemipteren auch bei den oviparen Aphiden vorkommen, reihen sich — nach meinen damaligen Auseinandersetzungen — charakteristische Verhältnisse bei gewissen Coleopteren an, die sonst bis damals unbekannt, von mir auch noch in der darauffolgenden Arbeit [1]) beschrieben wurden.

Es sind Endkammern, die den bei den Wanzen bekannten äußerlich vollkommen gleichen, nur mit dem Unterschiede, daß sie keine Markschichte aufweisen und nur aus einem Agglomerat von gleichgearteten Zellen bestehen, welche die kolbenförmige Anschwellung jeder Eiröhrenspitze ausfüllen.

Welche Rolle diese Zellen der Endkammer zu spielen berufen sind, ist mir damals nicht definitiv klar geworden.

Auf Schnitten durch junge Ovarialanlagen von Melolontha, die erst später hergestellt wurden, findet man den unteren Teil

---

beschrieben wurden, nachdem die kurz vorher auf den Eiröhren von *Stenobothrus pratorum* von Balbiani beschriebenen Kernumwandlungen noch nicht als typische Karyokinese gedeutet werden konnten. Weitere karyokinetische Kernteilungen sind von mir in demselben Jahre bei der Spermabildung der Lepidopteren beobachtet und in der Arbeit: Observations sur la Spermatogenèse des Arthropodes (Archives slaves de Biologie, Tome I, Paris 1886) beschrieben worden.

[1]) v. Wielowieyski, Zur Morphologie des Insektenovariums. Zoolog. Anz., 1886.

der Endkammer mit jungen Eizellen erfüllt, die dann in die Eiröhre heruntergleiten. Daß die darüberliegenden Zellen der Endkammer, die man bei erwachsenen Weibchen vorfindet, eine nutritive Tätigkeit gegenüber den Eizellen zu erfüllen hätten, scheint nur insofern wahrscheinlich, als diese Zellen, in der allerersten Jugend tatsächlich mit einer größeren Anzahl junger Eizellen in Berührung stehen.

Wenn ich somit in den vorerwähnten Arbeiten die so beschaffene Endkammer als eine rückgebildete, atavistisch beibehaltene abortive Nährkammer bezeichnete, so kann ich auch heute nicht umhin, diese Bezeichnung beizubehalten, wobei ich sie natürlich nur auf das Imagostadium beziehe, da sie in den jüngeren und jüngsten Larven und Puppenstadien sicherlich nutritiv tätig ist. Doch davon noch einiges bei Besprechung meiner neuesten Resultate.

In der längeren Pause, die nach der Herausgabe meiner zitierten Schriften eintrat, sind mehrere Arbeiten über dasselbe Thema publiziert worden, die ich auch kurz besprechen muß, um die Notwendigkeit meiner neuesten Untersuchungen klarzulegen.

So hat Korschelt, der dieselbe Frage gleichzeitig mit mir studierte, noch vor dem Erscheinen meiner ausführlichen Arbeit seine große Abhandlung: „Über die Entstehung und Bedeutung der verschiedenen Zellelemente des Insektenovariums (Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. XLII, 1885) publiziert, in welcher wohl die Hauptmomente meiner Darstellung bestätigt, einige aber wichtigen Einzelheiten doch etwas anders gedeutet werden.

Korschelt gibt mir erstens punkto meiner Zurückweisung der Willschen Ooblastentheorie vollkommen recht.

Alle Spezies, die er mit Sorgfalt untersuchte, liefern ihm den unzweideutigsten Beweis dafür, daß zwischen den großen Zellkernen, die in der Endkammer sowohl der Hemipteren als auch der Coleopteren vorgefunden werden und den Eizellen der Tiere kein genetischer Zusammenhang besteht.

„Welche ist nun — fragt Korschelt — die Bedeutung der hauptsächlichsten Elemente der Endkammer? Wielowieyski erklärt dieselben für Dotterbildungszellen, die anstatt, wie es bei meroïstischen Ovarien der Fall ist, zwischen den einzelnen Eizellen zu liegen, hier in der Endkammer angehäuft sind und vermittelst der Dottergänge mit den Hauptelementen der Eiröhre kommunizieren.“ Und weiter: „Ich glaubte früher, dieser Ansicht v. Wielowieyskis nur teilweise beistimmen zu dürfen, da es mir schien, als wenn diese Zellen auch an der Eibildung beteiligt wären. Weitere Unter-

suchungen belehrten mich aber, daß dem nicht so ist, sondern daß die großen Zellelemente der Endkammer wirklich nur als Nährzellen zu betrachten sind, wie ich dies ja auch schon für *Notonecta* und *Nepa* nachwies." „v. Wielowieyski ist also ganz im Recht, wenn er die großen Zellelemente der Endkammer nur für Nährzellen erklärt."

Auch punkto Epithelbildung bestätigt Korschelt meine diesbezüglichen Angaben: „Daß eine Epithelbildung nach der Theorie Wills bei Pyrrhocoris (und dasselbe gilt ja für alle sonstigen Hemipteren) nicht stattfindet, ist schon durch v. Wielowieyski hervorgehoben worden, und ich kann mich ihm hierin nur anschließen . . . ."

Die Elemente der Endkammer erscheinen im oberen und mittleren Teile als Dotterbildungszellen, im untersten kleinen Teile als scharf begrenzte Gruppe von jungen Eizellen (Keimzellen), welche in einer gewissen Lebensphase charakteristische Ausläufer besitzen, deren Eintritt bis zur Markschichte der Endkammer auch von Korschelt bestätigt wurde.

Neben diesen gemeinsamen Punkten stoßen wir aber in der Darstellung Korschelts auf gewisse Einzelheiten, die mit meinen obenangeführten Resultaten nicht übereinstimmen.

Der Unterschied liegt in der Auffassung des cytologischen Prozesses, der sich in der Endkammer abspielt.

Korschelt gibt wohl zu, „daß die großen Zellenelemente der Endkammer wirklich nur als Nährzellen zu betrachten sind" — behauptet aber, „daß die großen Kerne der Endkammer innerhalb des freien protoplasmatischen Raumes einer Auflösung unterliegen", welche Auflösung zur Bildung jener plasmatischen Nährsubstanz dienen soll, welche den Markraum der Endkammer ausfüllt. „Die Auflösung dieser Kerne scheint gewöhnlich so vor sich zu gehen, daß dieselben allmählich heller und heller werden und schließlich von der umgebenden Plasmamasse nicht mehr zu unterscheiden sind. Es findet also wohl gewissermaßen ein Aussaugen der Kerne durch das umgebende Plasma statt. Zuweilen finden sich im plasmatischen Raume auch größere Massen von Kernsubstanz, die allem Anschein nach durch Zusammenfließen mehrerer Kerne entstanden sind und die in dieser Form ihrer allmählichen Auflösung im freien Raum entgegengehen. . . . . Die im Bereich des freien Raumes gelegenen Kerne gehen alle früher oder später ihrer Auflösung entgegen. . . . Auf diese Weise wird also durch Einbeziehung neuer Elemente die protoplasmatische

Masse des freien Raumes und damit das Nährmaterial der Eizellen fortwährend vermehrt."

Hier liegt schon die Kontroverse mit meiner Auffassung.

Nachdem ich in den zitierten Arbeiten von keiner Auflösung innerhalb der Endkammer, weder an den Kernen noch an den sie beherbergenden Dotter-(Drüsen-)zellen wissen will und in allen abgebildeten Präparaten nur ganz normale, mit deutlichen Zellgrenzen und ebenso deutlichen, chromatinreichen Zellkernen beschreibe, so ist hier meine Vorstellung von den funktionellen Momenten eine total verschiedene.

Im Zusammenhange damit steht auch der Unterschied zwischen meiner Darstellung und derjenigen Korschelts in Angelegenheit der oben erwähnten Ausläufer der Eizellen gegen die Endkammer zu.

Nach der hervorragenden Arbeit Korschelts sind einige spätere Publikationen zu erwähnen, welche im Rahmen meiner obenzitierten Resultate gehalten, entweder durch Unkenntnis derselben oder aber durch die Verschiedenheit der angewendeten Untersuchungsmethoden zu anderweitigen Schlüssen geführt haben.

So scheint Stuhlmann[1]), dem das Verdient zukommt, die komplizierten Umwandlungen des Keimbläschens der Insekten bei der definitiven Reifung zuerst genauer dargestellt zu haben — und hierbei noch einmal den schon von mir (l. c.) geleugneten Austritt von Chromatin aus den Zellen der Dotter- und Eizellen widerlegt —, die Individualität und die Zellennatur der jungen Eier nicht vollkommen klar erfaßt zu haben, indem er z. B. schreibt:

„. . . es konnte nachgewiesen werden, was ja überhaupt schon lange bekannt war, daß das Keimbläschen durch einfache Umwandlung eines Kernes der Keimzellen entsteht.[2]) An den letzteren konnte ich niemals Zellgrenzen unterscheiden, es handelte sich jedesmal um Kerne, welche in einer Plasmamasse lagen und welche entweder kompakt als ein regelrechtes Synzytium (Insekten) oder in einer epithelialen Fläche auftraten."

Diese Angaben, die mit meinen angeführten Arbeiten nicht übereinstimmen, denen gemäß die jüngsten Keim- und Eizellen noch

[1]) Dr. Fr. Stuhlmann, Die Reifung d. Arthropodeneies. Ber. d. Naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg im Br., Bd. I, 1886.

[2]) Bei der Beschreibung diesbezüglicher Prozesse bestätigt er die von mir zuerst gemachte Beobachtung (Biol. Zentralbl., 1884), daß das Typische in der Verminderung der mit Methylgrün tingierbaren Chromatinsubstanz aus dem Kerne der Keimzelle besteht, was sonst immer beim Übergang der Kerne in das sogenannte Keimbläschenstadium eintritt. (Synapsisstadium und Bildung der Vierergruppen späterer Autoren.)

lange vor der Umwandlung ihres Kerninhaltes vollkommen isolierte Zellen darstellen — müssen von mir natürlich als unrichtig, als Resultat der künstlichen Eingriffe bei der Präparation bezeichnet werden.

Einen interessanten Beitrag zur Kenntnis dieser Vorgänge liefert die Arbeit von JULIUS GROSS[1]), welche dieselben auf Grund der allerneuesten Fixierungs- und Tinktionsmethoden behandelt.

Zuerst finden wir eine nämlich überzeugende Erledigung der Frage über die organologische Bedeutung des Endfadens, wo, entgegen den früheren Angaben WILLS, die zum Teil KORSCHELT und ich selbst entschieden zurückgewiesen haben — definitiverweise die Heterogeneïtät der Elemente des Endfadens von denjenigen der Endkammer dargetan wird.

Bei der Schilderung der feineren Vorgänge der Eibildung und der Ernährung junger Eizellen kommt er nichtdestoweniger zu Resultaten, die nicht nur mit meinem schon vormals eingenommenen Standpunkte nicht übereinstimmen, sondern auch meinen neuesten, unten anzuführenden Beobachtungen zuwiderlaufen.

Erstens kommt der Verf. punkto Bau und Funktion der Endkammer nicht über dasjenige hinaus, was von denjenigen Forschern angegeben wurde, die den Markraum derselben als einen mit homogener, flüssiger Plasmamasse erfüllten Hohlraum auffassen wollten, in welchem die peripherisch gelegenen Dotterzellen sich aufzulösen und zu zerfallen hätten, um den jungen Eizellen Nahrung zu liefern. „Wir haben uns die Endkammer vorzustellen als erfüllt mit einer halb flüssigen, aus den zerfallenen Nährzellen gebildeten Substanz, welche dazu bestimmt ist, den jungen Eiern als Nährmaterial zu dienen und ihnen die für die Bildung des Nahrungsdotters nötigen Stoffe zu liefern. Die Substanz ist daher in einer regen Strömung gegen das Keimlager hin begriffen. In dieser fließenden Masse mögen nun aber auch Partikel von zäherer Konsistenz vorhanden sein, die noch nicht völlig verflüssigt sind. Diese Partikel werden von der Strömung ergriffen, zu ganz langen Fäden ausgezogen und erzeugen so das fibrilläre Aussehen, das sich auch auf die Dotterstränge erstreckt und erst aufhört, wo letztere in die zugehörenden Eier eintreten.“ Auf Grund dieser Schilderung widerspricht er meiner Auffassung, welche diese faserige „Marksubstanz der Endkammer als einen Komplex

[1]) JUL. GROSS, Untersuchungen über das Ovarium der Hemipteren, zugleich ein Beitrag zur Amitosenfrage. Leipzig 1900.

der protoplasmatischen Ausläufer der Eizellen darstellt, deren jeder an seinem, dem Ei entgegengesetzten Ende pinselförmig zerfasert wird und auf diesem Wege zwischen den Elementen der Endkammer Wurzel schlägt", wobei er noch zwei spezielle Gründe gegen mich anführt, 1. daß man „schon bei den Larven einen fibrillär gestreiften, zentralen Raum in größerer Ausdehnung vorfindet, wenn erst ganz wenige Keimbläschen Dottergänge besitzen", 2. „daß nach KORSCHELT in der Endkammer von *Natonecta glauca* die fibrilläre Struktur fehlt. . . ."

„Die Eizellen schicken — ich zitiere weiter diesen Autor — bekanntlich Ausläufer nach oben. Dieselben treten zwischen den am Ende des freien Raumes noch vorhandenen großen Zellen hindurch und münden in den plasmatischen Raum ein. Die Streifung, welche wir auf Fig. 106 bemerken (dieselbe ist in der Lithographie viel zu hart ausgefallen), soll nach v. WIELOWIEYSKI von den Verbindungssträngen der Eier herrühren, deren jeder an seinem dem Ei entgegengesetzten Ende pinselförmig zerfasert wird und auf diese Weise zwischen den Elementen der Endkammer Wurzel schlägt."

Nun aber glaubt der Verfasser jener meiner Schilderung nicht vollständig und sagt, es lasse sich darüber kaum etwas Bestimmtes sagen, „da man die einzelnen Stränge nicht nach unten zu verfolgen vermag, und ich will nicht dagegen auftreten, daß sich die Lagerung der Stränge bei *Pyrrhocoris* so verhielte, wie sie WIELOWIEYSKI darstellt, obgleich ich bei *Notonecta* beobachtete, daß dort die Verbindungsstränge einfach in den freien Raum an dessen Grunde einmünden und er im übrigen völlig strukturlos ist. Bei *Nepa* beobachtete ich zwar die Streifung im oberen Teil des freien Raumes, sie fehlte aber an dessen unterem Abschnitt gänzlich und schien mir deshalb nur auf eine, im übrigen bedeutungslose Struktur des Plasmas zurückzuführen."

Die Endkammer wäre demnach — nach dieser Schilderung — als eine Drüse zu betrachten, in deren inneren Hohlraum, welcher von Protoplasma- und Kernplasmenbrei erfüllt ist, freie, blind endende Ausläufer der Eizellen als Dotterleiter hineinragen.

Die Sache steht doch aber anders und die gegenwärtige Publikation wird die Richtigkeit der von Prof. KORSCHELT angefochtenen Darstellungen meiner vorhergehenden Arbeiten im einzelnen beweisen.

Trotzdem wir die Unhaltbarkeit der Auffassung von GROSS bei der unten nachfolgenden Schilderung der neuesten Resultate genauer

darzutun gedenken, müssen wir jedenfalls das Verdienst des Verfassers dahin anerkennen, daß er die entschieden zu weit gegangene Darstellung de Bruynes[1]) widerlegt, welcher zwar zugibt, daß die Eizellen pseudopodienartige Ausläufer in der Richtung der Endkammer aussenden, dort aber wie eine Amöbe die Nährzellen umfassen, dabei aber im speziellen behauptet, daß das Chromatin der Nährzellenkerne vom Keimbläschen direkt erfaßt und verdaut werde" (wobei ganz neue Ausdrücke: „Caryophagie" und „Phagokaryon" gebildet werden).

Als nicht endgültig muß ich diejenigen Angaben von Gross ansehen, welche sich auf die sogenannten „amitotischen Vorgänge" der Kernteilung in den Eiröhren der Insekten beziehen. Dieselben sollen in Übereinstimmung mit den Angaben Preusses[2]) in den Nährzellen der Endkammer und in den Follikelepithelzellen in der Regel als Begleiterscheinungen der Auflösungsprozesse dieser Zellen bei der Ernährung der Eizellen stattfinden. Der Verfasser liefert auch in seiner Arbeit eine ganze Reihe von Abbildungen, welche diese amitotischen Kernteilungen vorführen. Entgegen dem, was wir sonst bei den verschiedenartigsten uns bekannten normalen Zellprozessen zu sehen gewöhnt sind, wo immer die auch so verschiedenen Lebensvorgänge in den Grenzen gewisser schematischer Formeln einzufassen sind, finden wir in den hier angeführten Beschreibungen eine auffallende Unregelmäßigkeit. So „beginnt die Amitose bei noch verhältnismäßig jugendlichen Kernen gewöhnlich mit einer Zweiteilung des Nukleolus, dessen Teilstücke auseinanderrücken. Doch sind diese durchaus nicht immer gleich groß. Bei älteren Tieren ist der Nukleolus schon vor Beginn der Amitose in verschiedene unregelmäßige Brocken zerfallen. . . . Die Teilung der Kerne selbst geht auf sehr verschiedene Weise vor sich. Am häufigsten kommt sie durch Ausbildung einer Kernplatte zustande. Diese macht sich anfangs nur durch eine dichtere Anhäufung von Chromatinpartikeln auf einer den Kern durchziehenden Linie bemerkbar. Diese Granulation wird immer stärker und schließlich sieht man zwei Kerne dicht aneinander liegen, deren einander zugekehrte Wände ziemlich geradlinig sind. Gleichzeitig mit der Ausbildung einer Kernplatte tritt zuweilen auch eine Einschnürung der Kerne von einer oder beiden Seiten

---

[1]) de Bruyne, Recherche au sujet de l'intervention de la Phagocytose dans le développement des Invertébrés. Arch. de Biologie, T. XV, 1898.

[2]) F. Preusse, Über die amitotische Kernteilung in den Ovarien der Hemipteren. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. LIX, 1895.

her auf. Solche Einschnürungen können auch ohne Ausbildung einer Kernplatte vorkommen und so für sich allein die Teilung bewirken. Manchmal finden sich, besonders bei *Asopus bidens*, auch biskuitförmige bis hantelförmige Kerne, die wohl auch auf Teilungsvorgänge hinweisen. . . . Bei allen diesen Teilungsmodi sind die resultierenden Teilstücke eines Kernes durchaus nicht gleich groß, sondern es kann sich ein beliebig großes Stück auf eine der angegebenen Arten abschnüren. Ferner kommt es vor, daß ein Kern gleichzeitig in mehrere Stücke zerfällt, oder daß wenigstens, bevor eine Teilung vollendet ist, schon eine neue an einer anderen Stelle des Kernes beginnt, so daß ganz seltsam gestaltete Kerne zustande kommen. Dabei können sich an verschiedenen Stellen eines und desselben Kernes verschiedene (!) Arten der Amitose geltend machen.“ Einige Male fand Gross auch typische „Lochkerne“, die er bei Harpactor subapterus „mit unzweifelhafter Sicherheit“ als Stadien der Amitose ansieht. „Das Loch kann dann entweder nur nach einer Seite durchbrechen und es entstehen dann eigentümlich gestaltete Kerne, wie die in Fig. 43 und 44 dargestellten — oder aber das Loch bricht gleichzeitig oder doch kurz nacheinander nach zwei Richtungen durch (Fig. 45 und 46) —, dann resultieren zwei Kerne, an deren Konturen man ihre Entstehungsweise noch deutlich erkennen kann“ usw. Solcherlei Beschreibungen ließen sich wahrscheinlich ins Unendliche verfolgen, da die Mannigfaltigkeit der bei solchen Präparaten zu beobachtenden Einzelheiten eine geradezu unbegrenzte ist. Jedenfalls gibt doch der Verfasser zu, keine deutlichen Anzeichen dafür zu Gesicht bekommen zu haben, daß der Amitose der Nährzellkerne ein Zellteilung folge, so daß durch rasche Nacheinanderfolge solcher Amitosen nur mehrkernige Zellen entstehen.

Doch aber besteht der Verfasser mit Entschiedenheit darauf, daß bei den amitotischen Kernteilungen, die im Follikelepithel vorkommen, niemals Zellteilungen nachfolgen, sondern diesbezügliche Zellen zweikernig bleiben.

Auf Grund diesbezüglicher Schilderungen stellt er einen durchgreifenden Unterschied zwischen dem Verhalten der Nährzellen der Endkammer und der Follikelzellen der Eiröhre auf, welcher auch darin bestehen soll, daß die Nährzelle bei der Nahrungsabgabe an die Eizelle total aufgelöst wird, wogegen die Follikelzelle nach Beendigung ihrer Nährfunktion eine chorionbildende Funktion der Eizelle gegenüber übernimmt.

Der neueste Standpunkt, den Prof. Korschelt in seinem mit Prof. Heider herausgegebenen Lehrbuche (II. Aufl.) einnimmt, ist auf den ersten Blick aus den auf S. 357 der letzteren enthaltenen Abbildungen ersichtlich. Es wird hierin wohl im Einklang mit meinen allerersten Angaben über Pyrrhocoris zugegeben, daß die Dottergänge der Eizellen aus der Endkammer ihre Nahrung schöpfen und unterwegs das Keimlager, d. h. das Aggregat jüngster Eizellen durchbrechen; die Markschichte der Endkammer wird immer noch als homogene Plasmamasse dargestellt, welche von großen Zellkernen umgeben ist. Daraus ergibt sich auch die diesbezügliche Deutung der hier obwaltenden Verhältnisse, welche dahin lautet, daß (S. 361) in der Endkammer, „und zwar besonders in den zentralen Teilen, ganz wie in den der Verbindungsstränge entbehrenden Endkammern der Coleopteren eine fortwährende Auflösung von Nährzellen stattfindet, deren Substanz durch die Verbindungsstränge den Eiern zugeführt wird“. Demgemäß ist von der Selbständigkeit der einzelnen Dotterzellen der Endkammer sowie von deren Zusammenhang mit einzelnen Ausläufern der Dottergänge keine Rede und das Bild ein unvollkommenes, was in der technischen Schwierigkeit der Untersuchung dieser Organe seine Erklärung findet. Denselben Standpunkt nimmt auch die oben zitierte Monographie von Prof. Henneguy (Les Insectes, Paris 1903) ein.

Untersuchungsmethoden.

Bei der Mannigfaltigkeit der heutzutage angewendeten Präpariermethoden und chemischen wie farbstofftechnischen Reagenzien ist geradezu über den Reichtum zu klagen als an neue Errungenschaften zu denken gewesen. Ich wählte lieber den Weg einer kritischen, fortwährend kontrollierten Anwendung der einfachsten und bekanntesten Mittel, die ich an Stelle der von verschiedenen Autoren gepriesenen Rezepte versuchte. So gelang die Härtung ganzer Tiere in ganz gewöhnlichem Spiritus (auch denaturierter Alkohol leistete annehmbare Dienste!), wobei eine rechtzeitige Durchschneidung oder Durchstechung des Abdomens zum rascheren Eindringen der Flüssigkeit und dadurch zur momentanen Gerinnung der Organe führte. Ganz ausgezeichnet hat sich die Essigsäure bewährt, und zwar in 3—5%iger Mischung, in welcher die Tiere eingetaucht und durchschnitten wurden, um nach mehrstündigem Verweilen in Spiritus ausgewaschen und konserviert zu werden. Dann wurden auch andere

Säuren, wie Chromsäure, Perenyische Mischung angewendet, auch Sublimat nicht verschmäht, bei dessen Anwendung, insbesondere wenn dieselbe gleichzeitig mit Osmiumsäure vorgenommen wurde, eine besonders strenge Kontrolle geübt werden mußte, um Täuschungen zu verhüten. Gute Dienste leistet auch die Anwendung der von Hofrat Kadyi im Lemberger Anatomischen Institute so glänzend ausprobierten wässerigen Formalinlösung, in welcher die Tiere abgetötet und erhärtet, nach etwa einstündigem Verweilen mit Alkohol ausgewaschen werden.

Welche großartigen Dienste die Schnittmethode leistet, brauche ich hier nicht speziell zu rühmen. Bei dem speziellen Gegenstande, den gerade die Eiröhren der Insekten darstellen, muß ich dennoch auf Grund der von manchen Forschern und zum Teil auch von mir gemachten Erfahrungen bemerken, daß dieselbe auch kontrollbedürftig ist und in vielen Fällen durch die alte, auch wohl von der neuen Zoologengeneration in Vergessenheit geratene Mazerations- und Zerzupfungsmethode ergänzt werden muß. Inwiefern nämlich die Serienschnitte eine ersprießliche Orientierung über die hauptsächlichen topographischen Einzelheiten der Anatomie solcher Organe gewähren, ist eine endgültige Entscheidung über die allerfeinsten Verbindungen zwischen Zelle und Zelle, Zelle und Faser usw. nur auf dem Wege jener mühevollen Zerteilung mit der Seziernadel zu erreichen, die man oftmals auch überraschend gut durch eine gelungene Mazeration in schwacher Säure — Alkohol oder Glyzerinlösung — fördern kann.

Die Vergleichung einiger unserer Abbildungen, die auf solchen Zupfpräparaten beruhen, mit manchen Abbildungen, die auf Schnittserien basiert sind — scheint gerade an unseren Objekten obige Bemerkungen allzuklar zu begründen. Insbesondere glaube ich nicht, daß die von mir abgebildeten allerletzten Verzweigungen der Dottergänge in der Endkammer der Eiröhren bei den Hemipteren auf dem Wege der alleinigen Schnittserienmethode so überzeugend hätten eruiert werden können.

Die Färbemittel sind auch die alten gewesen.

Die Zellplasmen und die Dottergänge wurden durch diffuse Färbemittel behandelt, um sie leichter entdecken und verfolgen zu können, Zellkerne wurden insbesondere sorgfältig mit reinen Kernfärbemitteln behandelt, wo es sich um die Verfolgung der Umwandlungen der Kernsubstanzen, also hauptsächlich bei Karyokinesen und bei der Verwandlung des aktiven Kernes der jungen Keimzellen in ruhende Keimbläschen der Eizellen gehandelt hatte.

Ich erinnere hierbei an die vorzüglichen Dienste, welche mir seit vielen Jahren die von Geheimrat Prof. E. STRASBURGER anempfohlene essigsaure Methylgrünlösung geleistet.

Auf dem Objektträger wird das noch lebende Gewebe durch die Essigsäure momentan fixiert, unter gleichzeitig eintretender reiner Kernfärbung, wobei das Chromatin kräftig grün gefärbt, alle Kernkörperchen und Lininfäden aber total farblos bleiben.

Eine Doppelfärbung der Schnitte auf dem Objektträger gestattet, in solchen Fällen die Chromatinfäden dunkelviolett (grün mit rot gemischt), dagegen die Nukleolen rein rot zu färben[1]), was die Verfolgung der Prozesse des Schwindens des Chromatins, resp. dessen Umwandlung in Nuklein oder Lininsubstanz ungemein erleichtert.

Eigene neueste Resultate.

I. Hemiptera.

Pyrrhocoris apterus.

Nachdem mir diese Wanzenart bei meinen vor 20 Jahren durchgeführten Untersuchungen zum Ausgangspunkte gedient hat, so mußte ich bei der Wiederaufnahme derselben mit der Revision der damaligen Hauptresultate beginnen.

Nachdem sich nun diese Kontrolle in vollkommener Übereinstimmung mit den damaligen Angaben erwiesen hat, diesbezügliche Abbildungen aber[2]) beinahe allen späteren Forschern unbekannt geblieben sind, so muß ich mir erlauben, einige derselben zu wiederholen.

So stellt Fig. 1 einen Längsschnitt parallel der Medianebene einer Endkammer eines erwachsenen Weibchens nach der damaligen Abbildung dar. Der Endfaden durch den etwas seitwärtigen Schnitt abgetrennt. Die kolbenförmige Anschwellung der Endkammer zeigt dreierlei deutlich unterscheidbare Gewebselemente. Das flache, oben äußerst verdünnte Endkammerepithel läßt sich nach unten zu in das Follikelepithel hinüber verfolgen. Die Hauptmasse des Kolbens bilden die Dotter- oder Nährzellen, deren Zellgrenzen deutlich zur Ansicht kommen und die Anordnung meistenteils nach parabolisch-bogenförmigen, von der Oberfläche des Kolbens gegen seine Längs-

---

[1]) Vide: WIELOWIEYSKI, Vorläufige Bemerkungen über die Eizelle. Biol. Zentralblatt, 1884.

[2]) Siehe meine damalige Arbeit: „O budowie jajnika u owadów“ (Berichte der Akademie der Wissenschaften in Krakau, erschienen 1886, vorgelegt am 20. Mai 1885).

achse zu verlaufenden Linien orientiert sind. Ihr Protoplasma feinkörnig, Zellkerne rundlich mit gleichförmigem, stark tingierbarem Chromatinknäuel ausgefüllt, ohne Kernkörperchen.

Der zentrale Raum der Endkammer wird von der von mir schon damals vollkommen richtig gedeuteten Marksubstanz eingenommen, welche ein deutlich fibrilläres Aussehen hat und an die bekannten Faserzüge der Zentralganglien der Insekten erinnert. Dieselbe besteht nach diesbezüglicher Darstellung aus einem Geflecht von feinen, pinselförmig zerfaserten Ausläufern, die sich bis zu den betreffenden jungen Eizellen verfolgen lassen.

Daß inmitten dieser fibrillären Masse hie und da einzelne Dotterzellen anzutreffen sind, was von mehreren Forschern hervorgehoben wurde, braucht nicht als Ausdruck eines Auflösungsprozesses gedeutet zu werden, den wir hier tatsächlich nicht bestätigen können.

Wenn solche Zellen zufällig sogar bis in die Nähe der Mittelachse der Endkammer eindringen (was auch auf unseren Abbildungen ersichtlich ist), so sind dieselben als zwischen die einzelnen Faserzüge eingesprengt zu betrachten. Die Mazerationspräparate, die unten, insbesondere bei Notonecta glauca, beschrieben werden, sind derart, um die diesbezüglichen Verhältnisse unzweideutig klarzustellen.

An der Basis der kolbenförmigen Anschwellung der Endkammer begegnen wir einer scharf abgesonderten Zellengruppe, dem Keimlager. Die dasselbe zusammensetzenden Zellen heben sich von den dicht nach oben angrenzenden Nährzellen dadurch sehr scharf ab, daß sie gerade an der Grenze sehr klein sind und kaum die Größe der umfangreichen Kerne der erstgenannten erreichen. Außerdem tritt noch der Gegensatz recht scharf zutage, daß das Protoplasma dieser Keimzellen ein verhältnismäßig viel bedeutenderes Volumen besitzt als dasjenige ihrer obenan gelegenen Nachbarinnen, so daß ihre Kerne, die künftigen Keimbläschen der jungen Eizellen, an Masse sehr bedeutend zurücktreten.

Daß schon in diesem Stadium das Keimlager ganz distinkte Zellen aufweist, scheinen unsere Zeichnungen vollkommen deutlich nachzuweisen. Insbesondere sind hier die Fig. 1, 4 und 5 überzeugend, wobei die letztgenannte sogar eine recht lose Aneinanderfügung dieser Keimzellen aufweist. (Auf Schnitten traten die feinsten Plasmafortsätze weniger hervor.)

Daß es noch jüngere Entwicklungsstadien des Keimlagers gäbe, wo dasselbe noch nicht in einzelne Zellbezirke gesondert wäre,

wie es von vielen Forschern, darunter auch noch PREUSSE[1]) behauptet wird, welcher „das Keimlager als ein Konglomerat kleinster Kerne" ansieht, „die zumeist in eine gemeinsame Plasmamasse eingebettet sind", ist mir nicht wahrscheinlich, da ich die scharfe Sonderung der einzelnen Keimzellen in viel früheren Entwicklungsstadien sowohl bei Pyrrhocoris als auch bei anderen Hemipteren beobachtet habe.

Die Kerne der Keimzellen weisen noch die interessante Eigentümlichkeit auf, daß man in denselben auf einem einzigen Präparate die ganzen Umwandlungen eines Gonadenkernes in ein Keimbläschen verfolgen kann. Diese von mir schon im Jahre 1884 (Vorläufige Bemerkungen über die Eizelle. Biol. Zentralblatt) beschriebene und nachher von verschiedenen Forschern bestätigte Erscheinung ist speziell auf Fig. 5 wiedergegeben, wo die nach Methylgrünbehandlung gezeichneten Kerne der Keimzellen ihren Chromatininhalt nach und nach (von oben unten zu — auf der Zeichnung) vermindern und solcherweise zu Keimbläschen mit dem Charakter sogenannter ruhender Zellkerne (FLEMMING, STRASSBURGER) werden.

Von dem Augenblick an dürften wir nicht mehr von Keimzellen, sondern von jungen Eizellen reden, weil dieselben jetzt alle charakteristischen Merkmale der Eizellen besitzen.

Die Fortsätze, die wir mit vollem Rechte als Pseudopodien bezeichnen können, werden dann immer länger und länger in dem Maße, wo die Eizellen mit ihrem Wachstum in der Eiröhre heruntersteigen und ziehen sich später unter dem Follikelepithel der tiefer liegenden Eikammern und auf der Oberfläche einzelner Eizellen als mitunter recht dicke Stränge durch mehrere nacheinander liegende Eikammern (Fig. 9) hindurch, so daß einzelne Eier geradezu von diesen Strängen (die bisweilen die Zahl 10 ausmachen können) umsponnen werden. Diese Stränge stellen nun die Dottergänge dar, die schon von LEUCKART und LUBBOCK erwähnt wurden.

Ihre Plasmasubstanz ist derjenigen der diesbezüglichen Eizellen vollkommen ähnlich, mit weingelbem Abglanze. Der Unterschied wäre nur der, daß im Plasma mehr eine körnige Trübung und konzentrische Faserung, in den Fortsätzen eine mehr oder minder scharf hervortretende Längsstreifung konstatiert werden kann, welche in derjenigen des Medullarteiles der Endkammer ihre Fortsetzung findet. Daß diese Streifung bei Notonecta glauca von KORSCHELT

[1]) PREUSSE, Amitotische Kernteilung etc. Zeitschrift für wissensch. Zoologie, Bd. LIX, 1895.

in der Endkammer nicht gesehen wurde, ist vielleicht weniger der „Dünnflüssigkeit diesbezüglicher Substanz“, wie es von Gross behauptet wird, als dem Umstande zuzuschreiben, daß der genannte Forscher die von mir geschilderte fibrilläre Struktur des zentralen Raumes der Endkammer konstatirte.

Unterhalb der beschriebenen Keimzone, aus welcher einzelne Eizellen nach und nach hervorgehen, finden wir noch eine Anhäufung kleiner, deutlich abgesonderter Zellen, die von oben durch das Keimlager, in welches sie sich teilweise hineindrängen, begrenzt, nach unten zu zwischen einzelne jungen Eizellen hineintreten und dieselben dicht umschließen, nur die nach oben gerichteten Dottergänge hindurchlassend, gleichzeitig die Seitenwände der Eiröhre umkleiden und mit dem die Endkammer bedeckenden Plattenepithel in Verbindung stehen. Das sind die künftigen Follikelzellen. Auf Fig. 1, 4 und 5 sehen wir sie deutlich abgebildet, viel kleiner als die kleinsten Keimzellen, deutlich voneinander abgegrenzt, mit runden, verhältnismäßig großen Zellkernen, die wir zu gewissen Lebensperioden, aber meistenteils noch vor der Flugzeit in reger karyokinetischer Teilung antreffen.

Daß sie nicht in die Keimzellen übergehen und sich in dieselben umwandeln, scheint schon aus diesen Abbildungen hervorzugehen, denn gerade die kleinsten Keimzellen, welche sich ihren Dimensionen nach aus den Epithelzellen ableiten ließen, liegen von denselben durch eine Schichte größerer Keimzellen getrennt, die man nicht mehr direkt von den kleineren Epithelzellen abzuleiten in der Lage ist. Wenn man noch hierzu bemerkt, daß die embryologischen Untersuchungen eine scharfe Sonderung zwischen Follikelepithel und den Keim- respektive Dotterzellen erwiesen zu haben scheinen (s. unten), so muß man behaupten, daß die Bezeichnung „Keimlager“, wie sie für die Keimzone der Eizellen und die Vermehrungszone der Follikelzellen gemeinsam gebraucht wird, eine nicht vollkommen richtige ist.

Die weiteren Umwandlungen, welche an diesen Follikelzellen zu gewärtigen sind, bestehen darin, daß sich dieselben auf der Peripherie der sich in die Länge ausziehenden und sich mächtig vergrößernde Eizellen beherbergenden Eiröhre anordnen, so daß aus einer haufenweisen Ansammlung eine immer dünnere Schichte wird, welche endlich als einfaches Zylinderepithel die älteren Eier umschließt.

Ob ihre Vermehrung außer der deutlich nachweisbaren, in gewissen Zeitpunkten geradezu stürmischen Karyokinese auch ami-

totischer Kernteilungen bedarf, um die notwendige Menge zelliger Elemente herzustellen, will ich vielleicht nur deshalb nicht ganz kategorisch entscheiden, weil so viele beachtenswerte Autorenzitate für eine gewisse Rolle der Amitosen sprechen. Wohl kann ich aber nicht umhin, darauf aufmerksam zu machen, daß selbst PREUSSE (l. c.) deutliche und scheinbar recht zahlreiche Karyokinesen in Epithelzellen gar nicht mehr junger Eifollikel beschrieben und abgebildet hat.

Nachdem es mir mit diesen Präparaten eigentlich nicht gelungen ist, sichere Beweise einer amitotischen Kernteilung zu sammeln, neige ich mich der Annahme zu, daß die von mir gesehenen und abgebildeten karyokinetischen Figuren die rege Vermehrung der Follikelzellen vollkommen erklären.

Was die Funktion der Follikelzellen anbetrifft, so dienen dieselben anfangs sicherlich auch der Nahrungsaufnahme aus dem Blute und ergänzen somit die Funktionierung der Dottergänge insbesondere von dem Zeitpunkte an, wo diese letzteren obliterieren. Später übernehmen sie die Tätigkeit der Chorionbildung und liefern jene reizenden Chitinhüllen und Anhänge des Eies, wie dieselben in der hervorragenden Arbeit KORSCHELTS[1]) geschildert werden.

Werfen wir nun nach dem Obgesagten noch einen Blick auf die entscheidenden Abbildungen von JUL. GROSS, so müssen wir an der Hand derselben konstatieren, daß die Präparationsmethoden, die zur Grundlage seiner von mir abweichenden Behauptungen gedient haben, offenbar die Ursache unseres Meinungsunterschiedes bilden.

So ist auf seiner Fig. 6 der Halsteil der Endkammer abgebildet, wo eine Anhäufung der jungen Follikelepithelzellen, die Keimzellen, die untersten Nährzellen sowie ein Teil des Medullarraumes zu sehen sind. Die Follikelepithelzellen scheinen ihre Kerne, die Dotterzellen ihre Zellgrenzen eingebüßt zu haben und einen homogenen, undeutlich gestreiften Brei darzustellen, in welchem entschieden gequollene, deformierte, in ihrer Lage verschobene Zellkerne herumschwimmen. Kein Wunder denn, daß seine Schilderung der Ernährungsprozesse immerfort von „Auflösung“ der Zellen und der Kerne spricht. Wie viele solche und ähnliche Bilder haben wir seinerzeit in der WILLschen Arbeit zu kontrollieren gehabt, die

[1]) KORSCHELT, Zur Bildung der Eihüllen, der Mikropylen und Chorionanhänge bei den Insekten. Nova Acta d. kaiserl. Leop. Carol. Akademie, Bd. XL, 1887.

sich sämtlich als Kunstprodukte erwiesen haben! Ebenso müssen wir den Mangel der Zellgrenzen zwischen den großen Nährzellkernen der Endkammer von Graphosoma (l. c. Fig. 4), dasselbe teilweise auf seiner Fig. 36 (Asopus) und Fig. 37 (Syromastes) konstatieren, wobei wir die auf diesen letzteren vorkommenden bizarren Kernformen nur einer durch die Einwirkung stark quellender und nachher plötzlich zusammenziehender Reagentien zuschreiben müssen.

Daß bei solchen Perturbationen noch bizarrere Bilder entstehen können, wo das ganze Chromatin ganzer Kernreihen in Strömen austreten und eine Schar junger Epithel-, Ei- und sonstiger „Zellen" vortäuschen kann, haben wir schon anderswo zur Genüge gelesen.

Ebenso sind auch die „Lochkerne" der Nährzellen zu beurteilen, die ja nichts anderes darzustellen scheinen, wie gequollene, mit künstlichen Vakuolen durchsetzte Chromatinklumpen, die in natura vielleicht doch nicht vorkommen dürften.

Daß die Längsschnitte durch die Endkammer jüngerer Larvenstadien nicht gegen meine Auffassung gedeutet werden können, wie es J. Gross (l. c. S. 19) getan hat, indem er hervorhebt, daß auch „bei Larven schon ein deutlich fibrillärer Raum in größerer Ausdehnung sich findet, wenn erst ganz wenige Keimbläschen Dotterstränge besitzen", beweist ein Blick auf unseren Längsschnitt einer Endkammer bei einer sehr jungen Larve von Notonecta glauca (Fig. 26), von welchen noch weiter unten gesprochen wird.

Notonecta glauca.

Dieses äußerst dankbare Objekt, welches von so vielen Forschern zu mancherlei Untersuchungen verwendet wurde, ist doch eines von den gefährlichsten geworden, an welchen die histologische Forschung vielfach Schiffbruch gelitten.

Die Eiröhren desselben wurden auch so vielfach beschrieben und abgebildet, daß ich puncto allgemeiner Konturen und gröberer Struktur nur auf diesbezügliche Abbildungen zu verweisen brauche.*)

Anders verhält es sich aber mit der Histologie.

An der Spitze der Endfaden. Daß derselbe weder mit der Eibildung, noch mit der Dotterbildung des Eies zu tun hat, galt

*) Eine vorläufige Mitteilung über meine diesbezüglichen neuesten Ergebnisse: v. Wielowieyski, Über nutritive Verbindungen der Eizellen mit Nährzellen im Insektenovarium und amitotische Kernprozesse. Sitzber. d. k. Akad. d. Wiss. in Wien, vorgelegt vom Verf. in d. Sitzung vom 15. Dez. 1904.

bei mir schon seit meiner ersten Untersuchung an Pyrrhocoris als erwiesen. Spätere Arbeiten von mir und anderen angeführten Forschern brauchten die Tatsache nur zu bestätigen, daß der Endfaden einem besonderen Komplex von Geweben angehört und eigentlich bindegewebiger Natur ist.

Die Längsschnitte sowie zahllose Zupf- und Abpinselungspräparate durch jüngere Ovarialanlagen demonstrieren das Verhältnis am deutlichsten, wobei es klar zutage tritt, daß der Endfaden mit der bindegewebigen Tunica propria direkt zusammenhängt, deren zellige Herkunft in jenen Entwicklungsstadien nachgewiesen werden kann.

Was die Verhältnisse des feineren Baues der Endkammer anbelangt, so ist von vornherein festzustellen, daß sich dieselben vollkommen an diejenigen von Pyrrhocoris anschließen, mit der Ergänzung, daß die am Scheitel der Endkammer befindlichen Dotterzellen bis zu einer gewissen Entfernung von der Spitze viel kleinere Dimensionen besitzen (Fig. 7), was auf den Umstand hinzudeuten scheint, daß ein Nachschub dieser Zellen als Ersatz der tiefer unten befindlichen, als Nährzellen fungierenden Zellelemente wahrscheinlich ist. Inwiefern aber solcher Ersatz tatsächlich eintritt und notwendig ist, darüber kann ich vorderhand nichts näheres angeben; daß er nicht als Folge der von den Autoren angenommenen Auflösungsvorgänge bei diesen Zellen infolge ihrer dotterbildenden Funktion eintritt, kann ich mit voller Sicherheit behaupten, nachdem ich nunmehr Beweise für total entgegengesetzte Verhältnisse erlangt habe.

Diese Beweise liegen in meinen Mazerationspräparaten, die mir speziell bei Notonecta glauca vorzügliche Dienste erwiesen haben.

Es gibt eigentlich nichts leichteres, als solche Präparate zu erlangen. Man tötet ganze Tiere in etwa 5%iger Essigsäure ab, läßt sie darin einige Stunden liegen, wobei man das Abdomen des Tieres zwecks besserer Durchtränkung aufschlitzt; nach Auswaschen in mittelschwachem Alkohol, den man etwa 24 Stunden einwirken läßt, kann man die Organe in Methylgrün-Glyzerin untersuchen, wobei man noch zwecks Erzielung von Doppelfärbungen der Chromatingebilde und diffuser Färbung der protoplasmatischen Ausläufer und Dotterstränge etwas mit Eosin gefärbtes Glyzerin hinzusetzen kann.

Die Mazerierung löst die interzellularen Kittsubstanzen auf und erlaubt uns, die einzelnen Eiröhren mit der Seziernadel, Pinsel

oder sogar durch entsprechendes Schütteln auseinanderzubringen, so daß die auf Fig. 8, 13 und 14 abgebildeten Präparate sehr leicht zustande kommen.

Auf Fig. 8 sehen wir nun ein Stück aus der Mitte des verjüngten Teiles der Endkammer, wie es durch genaues Abpinseln der ihn oberflächlich bedeckenden Tunica propria, Epithel, Keim- und Dotterzellen bloßgelegt wird. Von unten her kommt ein ganzes Bündel Dottergänge, die meistenteils von älteren Eiern in der unmittelbar unten liegenden Eiröhrengegend herstammen, wo sie an der Peripherie derselben in etwas geschlängelten Linien verlaufen (Fig. 9).

In dem verjüngten Basalteil der Endkammer angelangt, schmiegen sie sich alle dicht aneinander (wozu sich noch die viel dünneren, hier abgepinselten Fortsätze der jüngsten Eizellen hinzugesellen) und bilden solcherweise den unteren Pol des Markgewebes der Endkammer mit der deutlichen Längsstreifung, welche ziemlich genau den Konturen einzelner Dottergänge entsprechen. Im weiteren Verlaufe kompliziert sich der Anblick dieses Markgewebes insofern, als dasselbe immer mehr zu einem Geflecht feiner Verästelungen jener Dottergänge sich ausbildet, welches den ganzen Innenraum der Endkammer einnimmt.

An dem ausgepinselten Präparate sieht man die Oberfläche dieses Gewebes von feinen hyalinen Fädchen oder Härchen dicht besetzt, an denen hie und da noch zurückgebliebene Endkammerzellen hängen bleiben. Die Fädchen stellen nun die letzten Verzweigungen des Systems dar, an denen die Zellen wie Blätter an ihren Blattstielen hängen. Verschiedene Beispiele des Verlaufes jener feineren und feinsten Verästelungen der Dottergänge, wie ich sie schon vor 20 Jahren an der Hand meiner damaligen Längsschnitte interpretierte, liegen nun in Fig. 12 klar und deutlich vor uns. Die Dottergänge, die in ihrem Verlaufe die bekannte hyaline, etwas längsgestreifte plasmatische Konsistenz aufweisen, behalten dieselbe bis auf ihre feinsten Verzweigungen bei. Dieselben sind bei Notonecta glauca baumförmig verzweigt, wobei man eine komplizierte Verflechtung und Verfilzung derselben wahrnehmen kann, welche es bewirkt, daß das Zerzupfen und Auspinseln nur schwierig größere Stücke in unversehrtem Zustande zur Ansicht bringt.

Die Medullarmasse der Endkammer hört nun definitiv auf, einen mit flüssigem Protoplasma erfüllten Raum darzustellen, in welchem die Zellkerne und Dottersubstanzen der Rindenschicht

aufgelöst und vermaischt werden, um vermittelst „Dottergängen“, wie durch Röhren nach den reifenden Eizellen hingeführt zu werden. Sie erscheint nunmehr als vollkommen organisiertes Gewebe, welches wohl keine vollkommen passive Rolle zu spielen hat und mindestens soviel Aktivität bekunden dürfte, wie die Saugorgane der parasitischen Gewächse, die im Gewebe ihres Wirtes sich ausbreiten, oder die verzweigten Saugorgane parasitischer Tiere (Sacculina etc.), die sich in den Geweben ihrer Wirte einnisten.

Unsere Zupfpräparate zeigen nun die Verbindungsweise dieser feinsten Wurzelhaare des vitellogenen Gewebssystems mit den eigentlichen vitellogenen Elementen.

Der völlig hyaline Faden tritt so unvermittelt an die Zelle heran, daß dieselbe quasi eine Ausbreitung desselben auszumachen scheint und bleibt mit ihr so fest verbunden, daß er bei der Präparierung oftmals ziemlich weit weg von ihrem Rande abgebrochen wird (Fig. 13—16).

Auf welche Weise das System zustande kommt, bleibt noch für mich vorläufig unklar. Die innige Verschmelzung des Fadens mit der (zumal in der Regel entsprechend verjüngten) Dotterzelle scheint dahin zu deuten zu sein, daß diese letztere es sei, welche den Faden aus sich selbst herausspinnen dürfte. Wenn wir aber das untere Ende des Systems ins Auge fassen, so gewärtigen wir auch dort eine so innige Verbindung zwischen Dotterstrang und Eizelle (welche auch eine vollkommen ähnliche Verjüngung zur Schau trägt), daß wir auf keinen Fall zweifeln dürfen, daß das System hier seinen Ursprung hat. Die wahrscheinlichste scheint jedenfalls die aus der Analogie mit den Resultaten GIARDINAS*) hervorgehende Annahme zu sein, daß die Verbindung beiderlei Elemente eine primäre, in der Embryonalentwicklung gegebene sei.

Diesbezüglich zu unternehenden Untersuchmungen wäre nur vorauszuschicken, daß hier wahrscheinlich ein sukzessives Hinzutreten einzelner Dotterzellen zum Ernährungssystem der Eizelle zu konstatieren sein wird, nachdem wir doch schon auf unseren Schnitten ganz kleine Eizellen kennen, die wohl sogar das Ausmaß je einer größeren Endkammerzelle nicht erreichen (Fig. 16). Daß diese jungen Eizellen nur einige wenige Dotterzellen zu ihrer Alimentierung brauchen, liegt auf der Hand. Auf solche Weise müßten wir — a priori vorläufig — annehmen, daß der pseudo-

*) GIARDINA, Origine dell'oocite e delle cellule nutrici del Dytiscus. Internationale Monatschr. f. Anat. u. Phys., 1901.

podienähnliche Protoplasmafortsatz der jungen Eizelle gleichzeitig mit seiner Verlängerung und Verdickung auch eine weitere Verzweigung an seinem Distalende eingeht und diese Endverzweigungen gegen die gleichzeitig ausgestreckten und ihm entgegenwachsenden Fortsätze anderer Dotterzellen aussendet, um mit ihnen zusammenzufließen.

Was nun die Dotterzellen selbst anbelangt, so sind an ihnen auf Grund unserer Untersuchungsmethoden abweichende Erscheinungen zutage gefördert worden, als es bei denjenigen Forschern der Fall war, von welchen diese Gebilde z. B. mit dem Namen „Ooblasten“ bezeichnet wurden, oder welche die organischen Funktionen derselben in allmählicher Auflösung erblicken.

Diese Zellen (Fig. 13—16) sind rundlich oder oval, an zusammengedrängten Stellen polygonal abgeplattet, an einem Ende allmählich oder aber auch ganz schroff in je einen uns schon bekannten Faden ausgezogen. In einigen, vielleicht etwas selteneren Fällen findet man an einer solchen Zelle außerhalb des Hauptfortsatzes noch einen oder sogar zwei ganz kurze, spitz auslaufende Fortsätze, die möglicherweise eine Verbindung zwischen benachbarten Zellen bewerkstelligen.

Das Protoplasma ist in diesen Dotterzellen in verhältnismäßig sehr geringer Menge vorhanden. Es ist von der Seite des Zellfortsatzes durchwegs beinahe wasserklar, gegen das Innere zu wird es ein wenig feinkörnig. Farbstoffe, wie Eosin, ammoniakalisches Karmin und überhaupt diffus färbende Substanzen nimmt es gern auf, wie es auch, obschon in bescheidenerem Ausmaße bei dem Faserwerke des Endkammerzentrums der Fall ist. Kernfarbstoffe werden nicht behalten. Fett- respektive Eiweißkörner oder sonstige Einschlüsse oder Centrosomen habe ich nicht beobachtet.

Der Kern ist, nach der sonst bei den Dotterbildungszellen der Insekten bekannten Art, verhältnismäßig kolossal.

Frisch in physiologischer Kochsalzlösung oder Blutserum untersucht, erscheint er wasserhell und zeigt nur den ebenfalls großen, kugel- oder knollenförmigen Nukleolus, der wohl hier beinahe überall vorhanden, doch auch entbehrlich sein kann, wenn man ihn sowohl bei den nächstverwandten Spezies, wie Pyrrhocoris, als auch in Dotterbildungszellen so mancher Insektenarten vermissen kann.

Nach Zusatz eines Gerinnungsmittels tritt nun auch das Chromatingerüst in die Erscheinung (Fig. 15), wobei es wie ein Fadenknäuel mit oft distinkten Chromatinkörnern aussieht. Bei Behandlung mit

essigsaurer Methylgrünlösung wird es intensiv grün gefärbt, wobei der Nukleolus vollkommen farblos bleibt. Bei Doppelfärbung mit einem roten Farbstoff wird das Chromatin dunkelviolett, während der Nukleolus als rubinroter Punkt schon bei schwacher Vergrößerung hervortritt. Sonst ist an diesen Kernen bei normaler Behandlung absolut nichts zu bemerken, was an die von oben zitierten Autoren beschriebenen Präparate erinnern würde. Karyokinesen kommen im erwachsenen Stadium in diesen Kernen niemals vor.

Was die Doppelkernigkeit anbelangt, so ist dieselbe bei Notonecta kein seltener Fall. Die beiden Kerne liegen dann meist nahe aneinander, nur durch eine Protoplasmabrücke voneinander getrennt, und können wohl als gegeneinander abgeplattet erscheinen, was durch den Raummangel zu erkären ist. Näheres darüber berichten wir in einem weiteren Kapitel vorliegender Arbeit.

Wie diese Zellen endlich nach Abschluß ihrer sezernierenden Tätigkeit zugrunde gehen, habe ich bis jetzt noch nicht genauer ermitteln können, wahrscheinlich endet ihr Lebenslauf an dem, was an sonstigen Dotterbildungszellen nach der Chorionbildung des betreffenden Eies zu geschehen pflegt: langsame Schrumpfung mit Beibehaltung der histologischen Hauptmerkmale, Protoplasma und Zellkern, bis ans Ende.

Daß aber im Laufe ihrer Funktion eine Auflösung der Dotterzellen einträte, wie es in den oben zitierten Abhandlungen geschildert wird, habe ich kein einziges Mal beobachten können.

Demgemäß stelle ich mir auch die ganze Eiernährung und Dotterbildung ganz anders vor, als es bei diesbezüglichen Autoren der Fall ist.

Indem die Autoren nämlich die Eizelle vom Zellen- resp. Kerndetritus leben lassen, welche Substanz ihr durch die Dottergänge zufließen soll, scheint nach meiner Darstellung der Ernährungsprozeß viel naturgemäßer, indem hier lebende drüsenartige Zellen die aus der Blutflüssigkeit entnommene Nährsubstanz aktiv verarbeiten, um sie in assimiliertem, vielleicht speziell adaptiertem Zustande der Eizelle, mit der sie zeitweilig ein gemeinsames System darstellen, auf dem Wege intrazellulärer Strömungen zuzuschieben.

Daß hier auch nicht das sonst anderswo zutreffende Wort: „Phagozytose“ am Platze ist, welches von de Bruyne[1]) ange-

[1]) C. de Bruyne, Recherches au sujet de l'intervention de la Phagocytose dans le developpement des invertébrés. Archives de Biologie, T. XV, 1898.

wendet wird, ist aus dem Argumente zu entnehmen, daß hier ja kein totaler Verbrauch des Zellenleibes stattfindet. Daß hierbei von einer direkten Überführung des reichhaltigen Chromatins der Dotterzellen in das chromatinarme Keimbläschen der Eizelle die Rede sein könnte, wie es auch behauptet wird, erscheint nach vorangehenden Erörterungen als total ausgeschlossen. Der Schwund und die Wiederherstellung des Chromatins sind doch Prozesse, die von der speziellen Qualität der von der Eizelle aufgenommenen Nahrung unabhängig sind.

Neben den großen vitellogenen Endkammerzellen, die wir auf Fig. 13—16 abgebildet haben, erwähnten wir schon bei der Fig. 7, daß der oberste Teil der Endkammer (wohl jüngerer Exemplare) von Notonecta glauca viel kleinere Zellen enthält, was auch schon von Korschelt bemerkt wurde, nur mit dem Unterschiede, daß seine (l. c.) Fig. 74, 75, 85, 86 keine Zellgrenzen aufweisen, somit die Kerne in einer Syncytialmasse gelegen darstellen, wogegen mein Längsschnitt Fig. 7 vollkommen deutliche Zellterritorien zeigt, wobei außerdem zu konstatieren ist, daß eine oder vielleicht sogar zwei äußerste Schichten dieser Zellen eine epitheliale Anordnung haben, die aber mit dem das Ovarium umspannenden (Follikel-) Epithel nichts gemein zu haben scheinen.

Auf den Zupfpräparaten sehen wir diese Zellen isoliert und können auf Fig. 16 ihre Größe mit derjenigen der unweit gelegenen normalen und fungierenden Dotterzellen vergleichen. Zum feineren Bau dieser Zellen können wir bemerken, daß ihre Zellkerne verhältnismäßig groß und nur mit einer sehr dünnen Protoplasmahülle umgeben sind. Protoplasma ziemlich hyalin. Kerninhalt grobkörniges, stark tingierbares Chromatin und kleinere, in Methylgrün ungefärbte Nukleolen. Fortsätze des Protoplasmas sehr zart, hauptsächlich gegen den Innenraum der Endkammer orientiert, so daß man annehmen kann, daß diese Zellen auch ihre Fortsätze gegen das Keimlager entsenden. Ob dieselben schon mit größeren Eifortsätzen zusammenhängen oder erst dahin zustreben — ob und wann — ob vielleicht erst nach erfolgter Verwachsung ihrer Fortsätze mit den Eifortsätzen die kleinen Zellen zu großen Zellen umgewandelt werden, kann ich nur als wahrscheinlich zu bejahende Frage hinstellen.

Daß diese kleinen Endkammerzellen mit den ebenso kleinen Zellen des Keimlagers, d. h. jungen Eizellen nur insofern in einem genetischen Zusammenhange stehen und nur soviel mit ihnen gemeinsam haben, daß beiderlei Elemente aus demselben embryonalen

Material (frühzeitig abgesonderte Keimzellen) hervorgehen, wird aus den entwicklungsgeschichtlichen Erwägungen hervorgehen. Jedenfalls spricht gegen die Behauptung von dem Übergang und Umwandlung der Scheitelzellen in Eizellen die Lagerung beiderlei Elemente und ihre genaue Trennung durch den ganzen Komplex der großen Nährzellen und der Marksubstanz der Endkammer.

Hydrometra lacustris.

Mazerationspräparate von der Endkammer dieser Spezies bestätigen dasjenige vollständig, was bei Notonecta und Pyrrhocoris angegeben wurde.

Das hier abgebildete Präparat stellt einen etwas geringeren Mazerationsgrad dar, weshalb auch die einzelnen Dottergänge inniger miteinander zusammenhängen. Unsere Fig. 18 zeigt einen ausgepinselten Seitenteil der Markschichte mit daranhängenden Nährzellen. Diese letzteren sind recht groß, vieleckig und oval, oftmals zweikernig, ohne etwaige Teilungs- resp. Zerfallserscheinungen. Die Kerne groß und chromatinreich mit meistenteils mehreren, ziemlich großen Nukleolen.

Syromastes marginatus.

Diese Blattwanze zeichnet sich dadurch aus, daß die Endkammer ihrer Eiröhren im erwachsenen Zustande meistenteils vielkernige Nährzellen enthält. Die Zellen sind sehr groß, keilförmig, Protoplasma ziemlich durchsichtig, Kerne rundlich, gleichmäßig im Zellraume verteilt, mit Beibehaltung eines Randsaumes, welcher kernlos ist. Die Ausläufer der Eizellen im Markraum dicht verfilzt, so daß die keilförmigen Dotterzellen mit ihrem schmalen Ende dicht an die Markschicht herantreten (Fig. 19 u. 19. *A.*).

Bei Durchmusterung der Kerne kann man bisweilen wahrnehmen, daß ein oder zwei Kerne in einer solchen Zelle unter der Einwirkung der Farbstoffe ein eigentümliches Verhalten, nämlich eine viel intensivere, aber diffuse Färbung mit alleiniger Differenzierung der Nukleolen zeigen, was auf stärkere Chromatinansammlung oder Intensität derselben hindeutet.

Wenn man unsere Abbildung Fig. 19. *A.* mit denjenigen von Jul. Gross[1]) vergleicht (z. B. seinem Querschnitt der Endkammer auf Fig. 37 und 39), so bemerkt man sofort, daß unsere Präparate, die einfach aus Alkoholmaterial durch Zerzupfung der Endkammer in

[1]) Jul. Gross, Untersuchungen über das Ovarium der Hemipteren. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoolog., 1900.

Glyzerin gewonnen wurden, eine größere Einförmigkeit des Bildes zeigen, was offenbar auf normalen Zustand derselben (naturgetreue Fixierung) hindeutet, wogegen die Grossschen Zellkerne eine Mannigfaltigkeit in Größe und Form dokumentieren, welche die Vermutung erweckt, daß die Zellkerne, bevor sie in starkem Alkohol gehärtet wurden, verschiedene Quellungsprozesse durchzumachen hatten, wobei sie hie und da miteinander zu größeren, unregelmäßigen Klumpen zusammenflossen, hie und da wiederum Einschnürungen und buchtenförmige Anschwellungen bekamen. Ob hierbei auch die vom zitierten Autor beschriebenen „Lochkerne“ entstanden sind, kann ich nicht behaupten, da ich überhaupt in normalen Präparaten nie solche Kerne gesehen habe.

Ebenso kann ich keine Auflösungserscheinungen konstatieren, jedenfalls nicht solche, wie zur Bildung des von den Autoren beschriebenen Zellenbreies der Markschichte der Endkammer. Wenn etwas auf Desorganisation der Zellen (diese ist doch eine allgemeine Lebenserscheinung der Zelle!) hindeuten könnte, so wäre es vielleicht eine, zwar selten angetroffene, mattere Färbung des Chromatins gewisser Zellkerne, die man im unteren Teile der Endkammer antrifft. Sollte dies als Symptom einer Erschöpfung gelten? Eine Ermüdung und sogar ein Obliterieren einzelner Dotterzellen ist ja auch anderswo bekannt — an eine Auflösung während der Funktionsdauer kann ich hier aber nicht glauben.

Was die Follikelzellen anbelangt, die Gross als zweikernig beschreibt und eine amitotische Teilung derselben annimmt, so kann ich soviel sagen, daß ich in den oberen Gegenden der Eiröhre Follikelzellen antreffe, die sehr dünn und lang sind und karyokinetische Kernteilungen aufweisen. Die Kerne sind anfangs (bei der außerordentlichen Schmalheit der Follikelzellen) nacheinander in der Längsachse angeordnet, dann wandern sie in die peripherische Plasmaschichte und kommen nebeneinander zu liegen. Alle bizarren Verunstaltungen ihrer Konturen sind doch am wahrscheinlichsten nur der Einwirkung der Reagentien zuzuschreiben. Die amitotischen Kernteilungen kommen erst auf weiter fortgeschrittenen Eifollikeln vor, nachdem die karyokinetischen Zellteilungen ihre Rolle vollkommen ausgespielt haben.

Cimex (Pentatoma) rufipes.

Einen Längsschnitt durch die Endkammer habe ich schon in Fig. 8 meiner polnischen Arbeit (1886) abgebildet, wobei ich in der Beschreibung prinzipielle Übereinstimmung mit Pyrrhocoris und

anderen Wanzen zu konstatieren die Gelegenheit hatte, mit der Variante etwa, daß der Markraum der Endkammer mit seinen Faserzügen nicht so sehr im Zentrum verdichtet ist, sondern vielfach gröbere Verästelungen zwischen die Zellenelemente der Rindenschicht aussendet, so daß diese letzteren manchmal in kleinere Portionen zerteilt erscheinen.

Auf Grund meiner Mazerationspräparate habe ich von diesen Elementen des Dotterbildungsapparates solche Bilder wie Fig. 20 und 21 erhalten, welche lang-keilförmige, durch bedeutende Dimensionen ausgezeichnete polynukleäre Zellen darstellen und an ihrem gegen den Markstrang zugekehrten Ende in einen dünneren hyalinen Faden auslaufen, mit dem sie an dem bezüglichen Ästchen des Dotterganges hängen.

Protoplasma, wie überhaupt, spärlich vorhanden, fein granuliert, deutlich nach außen begrenzt. Zellkerne sehr groß, stark chromatinhaltig (auf Schnitten waren keine Nukleolen, in den Mazerationspräparaten, die aus anderen Exemplaren stammten, große in 1—2, selten Dreizahl vorhanden). An dem untersten, in der keilförmigen Partie der Dotterzelle befindlichen Kern kann man hie und da konstatieren, daß sein Chromatininhalt etwas spärlicher und schwächer tingierbar erscheint. Sollte man hier von Abnutzung reden, so könnte dies vielleicht als solches Symptom betrachtet werden. Andere Abnutzungserscheinungen, wie etwa Auflösung, Zerfall, Phagozytose, habe ich auch nicht gesehen. Das Auftreten von zwei nebeneinander liegenden Kernen (wo dieselben in der Regel in der Längsachse geordnet sind) als Resultat einer amitotischen Teilung zu interpretieren, fehlt mir hier eine direkte Veranlassung, obwohl es als Analogie mit Nepa etc. zulässig ist.

In Fig. 22 bilde ich drei Follikelzellen ab, welche in der Nähe des Keimlagers (junge Eizellen enthaltende Schicht) gelegen waren und sich anschickten, eine junge, mit Dotterfortsatz ausgestattete Eizelle zu umfassen.

Nach außen (gegen die Tunica propria zu) stumpf abgeschnitten, scheinen diese Zellen Neigung zu haben, sich an das Ei mit pseudopodienartigen Fortsätzen anzuschmiegen, was auf irgendwelchen nutritiven (da die Chorionbildung in der Gegend noch nicht im Gange ist) Vorgang hindeutet. Protoplasma hell, feinkörnig, Zellkerne mittelgroß, oval, hie und da in karyokinetischer Teilung begriffen, wodurch sie in der Gegend schon in Doppelzahl vorhanden sind.

Daß die Abbildung eines Längsschnittes der Endkammer von Pentatoma dissimile bei Gross (l. c.) (Fig. 38) nicht zu obiger Be-

schreibung paßt und sowohl rücksichtlich des Markraumes als auch der Zellkerne, welche bei seiner Präparation entschieden bedeutenden Quellungserscheinungen ausgesetzt waren nicht ganz richtig ist, kann auf den ersten Blick konstatiert werden.

Aphis platanoides.

In der Herbstgeneration der Weibchen dieser Tiere ist es nicht schwer, Verhältnisse, wie sie in Fig. 23 dargestellt sind, zu studieren. Auf lebenden, in physiologischer Kochsalzlösung befindlichen Eiröhren kann eine Spur davon beobachtet werden, wie es auch schon Claus[1]) teilweise gelang. Wenn man die Tiere in Essigsäure, dann in Alkohol härtet und nachher in Methylgrünglyzerin zerzupft, kann man das Verhältnis der Eizelle zu den Dotterbildungszellen eruieren (Fig. 23).

Dasselbe besteht darin, daß das Ei (es ist das letzte, unterhalb der Endkammer vorhandene) in die kleine, aus spärlichen, aber sehr großen und großkernigen Dotterzellen bestehende Endkammer einen dicken Fortsatz hinaufsendet, welcher sich an seinem Ende verzweigt und mit einer jeden Dotterzelle mittelst eines besonderen Fortsatzes verbunden ist. Die Zellkerne zeigen intensive Chromatinfärbung und je einen großen Nukleolus. Das Follikelepithel auf der Oberfläche des Eies ist palissadenförmig, auf der Endkammer verflacht, so daß es ein dünnes Häutchen bildet. In anderen Fällen finden wir das Follikelepithel nur an der unteren Hälfte des Eies etwas höher, indem es dieselbe kelchartig zu umfassen scheint: im oberen Teile des Eies ist es noch flach und gewinnt erst im späteren Stadium seine ganze Dicke. Karyokinetische Figuren lassen sich hierbei bei Behandlung der lebenden Objekte mit Methylgrün-Essigsäure nachweisen.

Die Verhältnisse der Eiernährung und Dotterbildung der Aphiden scheinen somit, punkto Wintereier allerdings, mit denjenigen bei den Wanzen vollkommen übereinzustimmen, indem in beiderlei Fällen die Endkammer Dotterbildungszellen und die Ausläufer der Eizellen enthält. Der Unterschied liegt nur in der Anzahl dieser Ausläufer, die bei den Wanzen sehr zahlreich sind, bei den Aphiden von einer, höchstens von zwei Eizellen stammen. Im Zusammenhange damit ist natürlich auch die Markschicht der Endkammer schwächer entwickelt, da sie eventuell nur einen einzigen Eifortsatz und seine

[1]) C. Claus, Beobachtungen über die Bildung des Insekteneies. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool., Bd. 14, 1864.

Verästelungen, also kein solches Fasergeflecht, wie bei den Hemipteren, enthält.

Bei den Cicadinen *(Philaenus spumarius)* habe ich eine große Endkammer gefunden, welche genau die Verhältnisse bei den Wanzen widerspiegelt, indem sie auch viele Dottergänge in sich aufnimmt.

Das endgültige Verständnis der morphologischen Verhältnisse und der Bedeutung der einzelnen Bestandteile der hier beschriebenen Ovarien wird erst bei der Berücksichtigung ihrer Entwicklungsgeschichte erreicht.

Die in der bisherigen Literatur darüber enthaltenen Angaben sind auf nur wenige Darstellungen beschränkt.

So finden wir bei Korschelt[1]) die ganz entschiedene Behauptung, daß die verschiedenen Elemente der Eiröhren, Eier, Nährzellen und Epithel, aus gleichartigen, indifferenten Embryonalelementen hervorgehen, welche in dem Inhalt der ersten Anlage der Eiröhren zu suchen sind, jedoch auch in nachembryonaler Zeit und selbst während des Imagolebens eine Neubildung der verschiedenen Zellenarten bewerkstelligen. Dieser Arbeit reiht sich die von mir bald nachher publizierte Mitteilung [2]) an, in der ich die von diesem Autor aufrechterhaltene Behauptung von dem Nachschube des Zellenmaterials der Eiröhren vom Endfaden her entschieden bestreite, indem ich auf Grund embryologischer Daten den Endfaden als zu einer ganz besonderen Zellschichte gehörend darstelle.

Der damals von mir eingenommene Standpunkt gipfelt in der Behauptung, die Differenzierung des anfangs einheitlichen Embryonalparenchyms gehe in der Weise vor sich, daß zuerst auf seiner Peripherie eine einzellige Epithelschicht herausgebildet wird, welche somit noch lange vor der Sonderung des übrigen Zellenmaterials in Dotter- und Eizellen als selbständige Schichte in die Erscheinung tritt. Heymons[3]) stellt wiederum die Entwicklung der Ovarien bei Orthopteren in der Weise dar, daß die Urgenitalzellen dieser Tiere nur den Eizellen den Ursprung geben, während die Epithelzellen unabhängig von ihnen aus der Dorsalwand der Coelomsäckchen des Embryos hervorgehen. Diese Angabe, welche mit den bei

---

[1]) Korschelt, Über die Entstehung und Bedeutung der verschiedenen Zellelemente des Insektenovariums. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. 43, 1886.

[2]) v. Wielowieyski, Zur Morphologie des Insektenovariums. Zoolog. Anzeiger, 1886.

[3]) Heymons, Entwicklung der weibl. Geschlechtsorgane von Phyllodromia germanica. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool., Bd. 53, 1892.

Arachniden [Faussek (1891) beim Phalangium und Brauer (1894) beim Euscorpius] beobachteten Verhältnissen übereinstimmt, würde der Homologie zwischen Epithelzellen und den anderen zwei Hauptbestandteilen der Eiröhre widersprechen, was auch mit den unten anzuführenden Tatsachen im Einklange steht.

J. Gross, der gerade dasselbe Material wie ich untersuchte, neigt auch — ohne aber diesbezügliche Jugendstadien der Ovarien abzubilden — der Behauptung zu, daß die „Epithelzellen anderen Ursprungs sind, wie die Ei- und Nährzellen", nachdem er aber dieselben nur zu den „kleinen Zellen des Keimlagers" zurückverfolgen konnte, ist er eigentlich den Beweis dieser Ansicht schuldig geblieben.

Inwiefern er wiederum auch der Behauptung Korschelts widerspricht, der in Übereinstimmung mit meinen Angaben konstatierte, daß die Eikerne (bei mir „Eizellen") bei den Wanzen aus den am Grunde der Endkammer angehäuften kleinen Kernen (bei mir „jungen Eizellen" oder Keimzellen) hervorgehen, so hat er vollkommen Unrecht. Seine Behauptung, daß die Eizellen (bei ihm „Keimbläschen", da er keine Zellgrenzen gesehen) im vorderen Abschnitte der Endkammer entstehen und erst nachträglich in das am Grunde derselben befindliche Keimlager hineinwandern, wird weiter unten als unhaltbar erwiesen werden.

Die Auffindung jüngerer Entwicklungsstadien der Hemipteren ist verhältnismäßig schwierig, woraus erklärlich wird, daß diesbezügliche Resultate noch so lückenhaft sind.

Deshalb werde ich hier auf eine zusammenhängende Darstellung vorderhand verzichten und nur einige Präparate beschreiben, die ein Licht auf einige anatomische Fragen zu werfen imstande sind, und beginne mit der Beschreibung desjenigen Präparates, welches schon in meiner früheren Arbeit (Zool. Anzeiger, 1886) behandelt wurde. Fig. 24 zeigt einen Längsschnitt durch eine junge Ovarialanlage bei Strachia oleracea.

Das Zentrum der Anlage wird von einem Zellkomplex ausgefüllt, welcher aus gleichartigen vieleckig abgeplatteten Zellen besteht. Zellen und Zellkerne scharf umgrenzt. Chromatinknäuel deutlich und stark tingierbar.

Dieser Zellkomplex stellt die beiden Hauptelemente der Endkammer: die Eizellen und die Nährzellen, dar. Etwaige Scheidung zwischen beiderlei Elementen fehlt noch vollkommen, ebenso ein Markraum, der demjenigen vollkommen entwickelter Endkammern entsprechen würde. Der ganze Komplex ist von einem deutlichen

ihn kontinuierlich umfassenden Epithel bedeckt, welches in den unteren Teil der Eiröhre übergeht und dort das Follikelepithel liefert. Unterhalb des zentralen Zellkomplexes bildet er eine breitere, kelchartig ausgebreitete Partie, die dann zwischen die herabsteigenden Keimzellen hinein wuchert.

Der Scheitelpunkt der Endkammer zeigt den Endfaden, welcher in seiner oberen Partie als bindegewebsartiges Band aus spindelförmigen, teilweise verwachsenen Faserzellen besteht, nach unten zu immer breiter wird und gegen die Endkammer zu eine kelchartige Ausbreitung aufweist, welche die Endkammer umfaßt und als feine Membran (Tunica propria) sich nach unten fortsetzt. Dieser unterste Teil des Endfadens besteht aus deutlich gesonderten, leicht auseinanderfallenden Zellen, die mit denjenigen, welche das spätere Follikelepithel bilden, in enger Verwandtschaft zu stehen scheinen.

Außerhalb der erwähnten Membran, welche nach dem Follikelepithel die zweite Umhüllung der Eiröhre bildet, begegnen wir noch etwa zwei zelligen Membranen, welche denselben Zweck erfüllen, deren äußere sogar aus zwei flachen Zellschichten zu bestehen scheint. Eine derselben liefert wahrscheinlich das zarte Muskelnetz, welches auf so vielen Eiröhren vorkommt.

Welche Bedeutung der polsterartigen Verdickung Fig. 24, *p*, der vorletzten Zellschichte beizumessen ist, kann vorläufig nicht erklärt werden, wir begnügen uns vorläufig mit der einfachen Registrierung derselben.

Ein anderes Bild sehen wir auf Fig. 25, welches ungefähr dasselbe Stadium bei der Notonectalarve darstellt.

Der Zentralkomplex von Embryonalzellen ist auch hier rundlich-knollenförmig, besteht ebenfalls aus gleichartig polygonalen Zellen, welche sich zu Ei- und Dotterzellen differenzieren, hier wahrscheinlich das Oogonienstadium darstellend.

Auffallend erscheint hier der Endfaden. Derselbe bildet einen langen Zylinder, welcher in seiner unteren Partie aus ziemlich großen, die Dimensionen der embryonalen Endkammerzellen übertreffenden, deutlich abgegrenzten Zellen besteht, welcher offenbar der in der Fig. 24 *(F. t.)* dargestellten Zellengruppe entsprechen. Der obere bindegewebige Teil des Endfadens ist hier noch wenig entwickelt.

Eine VERSONsche Zelle[1]) ist in diesem Stadium nicht zu finden. Sollte sie auch hier vorkommen, so wäre es interessant,

[1]) G. GRÜNBERG, Untersuchungen über die Keim- und Nährzellen im Hoden und Ovar der Lepidopteren. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 74.

zu wissen, ob sie richtig an der Spitze der Endkammer liegen würde.

Ein interessantes Bild zeigt das nächstfolgende Entwicklungsstadium des Ovariums von Notonecta, welches ich im August in ziemlich erwachsenen Larven dieser Spezies vorgefunden habe.

Fig. 26 zeigt einen Längsschnitt einer solchen Anlage, bei derselben Vergrößerung gezeichnet wie das vorhergehende Stadium.

Wie wir daraus ersehen, ist die Anlage der Endkammer schon um das Doppelte doppelt herangewachsen und zeigt eine innere Differenzierung, die im vorhergehenden Stadium noch nicht bestanden hatte.

Der unterste Teil der Endkammer ist von rundlich-polygonalen, deutlich begrenzten Oocyten (Fig. 26 *ov*) erfüllt, welche ungefähr ein Dritteil der ganzen Endkammer ausfüllen. Ihre Kerne zeichnen sich auf den ersten Blick dadurch aus, daß die verhältnismäßig kleinen Chromatinpartikeln, die in ihrem Innern enthalten sind, eine außerordentlich intensive Methylgrünfärbung annehmen, wenn sie auf dem Objektträger in mit diesem Farbstoff versetzten Glyzerin untersucht werden. Wenn man diese Kerne auf diesen Präparaten näher betrachtet (Fig. 27 *ov*), überzeugt man sich aber, daß dieses so stark gefärbte Chromatin nur einen verhältnismäßig kleinen Teil des organisierten Kerninhaltes ausmacht. Den größten Teil derselben bilden fadenförmig geformte Linin- resp. Nukleinsubstanzen, welche, in Methylgrün nicht tingierbar, in anderen Farbstoffen desto intensiver gefärbt werden. Wir haben hier somit offenbar ein Stadium desjenigen Vorganges vor uns, der von mir [1]) als eine der frühesten Reifungserscheinungen der Eizelle beschrieben wurde und welcher als Übergang zwischen dem aktiven und dem ruhenden Zustand des Zellkernes (Keimbläschen) gilt. [2]) Oberhalb dieses Keimlagers der künftigen Endkammer des Ovariums finden wir (Fig. 26, 27 *Tc*) den nutritiven Teil derselben, den wir sofort daran erkennen, daß sein Mittelraum eine helle, nach oben sowohl als auch nach unten zu etwa hantelförmig ausgebreitete

---

[1]) Wielowieyski, Untersuchungen über die Eizelle (polnisch). Berichte der math.-naturw. Klasse der Akademie der Wissenschaften in Krakau, 1887. Derselbe: Das Keimbläschenstadium des Geschlechtskernes — ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsprodukte. Zool. Anz., 1885. Derselbe, Bemerkungen über die Eizelle. Biol. Zentralbl., 1884.

[2]) Diese Beobachtungen wurden seither von vielen Forschern bei verschiedenartigen Tiergruppen bestätigt (v. Korschelt-Heider, vergl. Entwicklungsgeschichte, 1902.) Die auf unseren Fig. 26 und 27 abgebildeten Eikerne entsprechen wahrscheinlich dem bei den neueren Autoren beschriebenen „Synapsisstadium“.

Partie bildet, welche bei näherer Betrachtung aus feinen Längsfibrillen besteht und somit das schon bei erwachsenen Tieren beschriebene Fasergeflecht der feinsten Verzweigungen der Dottergänge darstellt.

Die Fibrillen lassen sich genau in ihrem mittleren Verlaufe bis an die Rindenschichte einerseits und andrerseits bis an das Keimlager verfolgen, wobei sie, in der Mitte einander genähert, an den extremen Enden dieser quasi garbenförmigen Verbindung auseinandergehen und an die betreffenden Zellen herantreten.

Die Zellen selbst — die Nährzellen — die wir auf Fig. 27 *(Tc)* bei stärkerer Vergrößerung darstellen, sind schon etwas größer als die unterhalb angrenzenden Oocyten *(ov)* — vieleckig gegeneinander abgeplattet — gegen die Markschichte fein zugespitzt, offenbar in je ein feines Fäserchen auslaufend. Die Kerne dieser Zellen weisen den bekannten Charakter aller solchen Trophozyten auf: nämlich bedeutende Größe, auffallenden Chromatinreichtum und Nukleolen, wie diese letzteren bei den erwachsenen Notonectaovarien charakteristisch sind.

Ein auffallender Umstand, der wohl nur einen besonderen Fall auszumachen scheint, ist der, daß auf den Präparaten, wo das Chromatin der Oocyten (Fig. 26, 27 *ov*) so überaus intensive Methylgrünreaktion zeigte, dieselbe hier in den Dotterzellkernen verhältnismäßig schwach erschien, was die Wahrnehmung des Unterschiedes zwischen beiderlei Zellenarten außerordentlich erleichterte.

Den untersten Teil des Bildes (Fig. 26) nimmt die Anlage des Oviduktes ein, die, nach oben kelchartig ausgebreitet, die Ovarialanlage umfaßt.

Dieser, aus querliegenden, ziemlich kleinen und oftmals in Teilung anzutreffenden Zellen bestehende Zellkomplex bildet auch gleichzeitig die Anlage des ganzen künftigen Follikelepithels, deren mit *Ep* auf Fig. 26 bezeichnete Partie genau derjenigen auf Fig. 25 *(ap)*, dann aber auch den mit *Ep* bezeichneten Zellgruppen der Fig. 1 und Fig. 5 entspricht.

Die deutliche Scheidung, welche auf diesem Bilde, sowie in Fig. 37 (bei Pyrrhocoris) zwischen der gemeinsamen Anlage der Ei- und Nährzellen einerseits und der Anlage des Follikelepithels zu konstatieren ist, und insbesondere das innige Verhältnis dieses letzteren zur Anlage des Oviduktes scheint für die Auffassung entschieden zu sprechen, daß das Follikelepithel ein Gebilde von besonderem Ursprung darstellt. Der Fall bei Strachia würde dann

als frühzeitige Umwachsung der Keimanlage durch das Follikelepithel zu deuten sein.

II. Coleoptera.

Nachdem wir in unserer Beschreibung der Eiröhren von denjenigen Formen ausgegangen sind, welche eine distinkte, an der Spitze des Ovariums bestehende Endkammer besitzen, so liegen uns diejenigen Formen am nächsten, die eine solche Endkammer, in den allgemeinsten Umrissen wenigstens, aufweisen.

Alle Coleopteren, mit Ausnahme der Familien Carabidae und Dytiscidae und der Nächstverwandten, besitzen schon nach der Lubbockschen Darstellung ebenso wie die Hemipteren, kolbenförmige Anschwellungen an den Enden der Eiröhren, welche mit Zellen gefüllt sind, die jedoch keine so prononzierte Funktion zu vollführen scheinen.

Dieser Autor drückt sich darüber (l. c.) folgendermaßen aus: „In the Coleoptera excepting the Geodephaga and Hydrodephaga, we find the same type of ovarian tube as in the Hemiptera but the terminal germ-chamber is generally smaller in proportion. The cells, contained in the germ-chamber are apparently of the same nature, as in the Hemiptera, and probably therefore secrete part of the yelksubstance. I have not yet, however, met with the yelk-duct. . . .“ [1])

Eine vollkommen richtige, für jene Zeit, in welcher sie publiziert wurde, geradezu überraschende Auffassung, insbesondere wenn man sie mit so vielen irrigen Anschauungen zusammenhält, welche später auf Grund der vervollkommneten Untersuchungsmethoden zutage traten. Das einzige, was hier richtigzustellen wäre, ist nur der Ausdruck: „germ-chamber“, d. h. Keim-Kammer, was für alle Endkammern insofern nicht paßt, als bei gewissen Familien eigentlich nur der unterste, an der Verjüngung liegende Teil derselben als Keimlager gelten kann und junge Eizellen enthält; da Lubbock auch hier von der nutritiven Funktion der Endkammerzellen spricht, so scheint er wohl vielleicht auch schon den Unterschied zwischen beiderlei Elementen erkannt zu haben.

Leydig [2]) beschreibt die Eiröhren von Staphylinus murinus L.: „Die Eierstocksröhren haben nur je ein Keimfach (worunter er einerseits die Dotterzellgruppen anderer Eiröhren, andrerseits

[1]) Lubbock, On the ova and pseudova of Insects. Proc. of the Royal Soc., 1859.

[2]) Leydig, Eierstock und Samentasche der Insekten. Nova Acta Ac. Leop. Car. Dresden 1867.

die Endkammer in unserem Sinne versteht), angefüllt mit runden, hellen Ballen von Zellsubstanz; im Inneren derselben je ein zahlreiche Nukleoli enthaltender Kern" . . . und weiter: „Eine der Keimzellen wird zur Eianlage, indem sie aus dem Keimfach hervorgetreten und von bezeichneten Epithelzellen umschlossen worden ist." Hier sehen wir auch, daß der ausgezeichnete Forscher die wichtigsten Einzelheiten vollkommen richtig erfaßt hat und nur darin im Unklaren ist, was erst vermittelst der Schnittmethode eruiert werden konnte.

In meiner polnischen Arbeit [1]) habe ich nun Längsschnitte von *Cantharis* und *Melolontha* dargestellt, an denen man einerseits die Vermutung LUBBOCKS bezüglich des Mangels etwaiger Dottergänge (yelk-ducts) vollkommen bestätigt findet, andrerseits auch die prinzipiell wichtige Tatsache, daß in der Endkammer zweierlei Elemente vorkommen, nämlich Keimzellen und eigentliche Endkammerzellen, die ich dortselbst als abortive Elemente zu bezeichnen mich berechtigt fühlte. Meine damaligen (l. c.) Fig. 10 u. 11 lassen nur den Unterschied zwischen beiderlei Typen konstatieren, daß, indem die Endkammerzellen bei *Cantharis* groß und saftig erscheinen, dafür aber in kleinerer Zahl vorhanden sind, bei Melolontha dagegen die große, wurstförmige Endkammer aus tausenden von kleinen, vieleckig zusammengepreßten Zellen besteht.

Bei *Cantharis* habe ich außerdem bestätigt, daß unterhalb jener großen Endkammerzellen kleinere Keimzellen auftreten, die durch ihre verhältnismäßig noch kleineren, mit charakteristischer, allmählich eintretender Keimbläschenreaktion ausgezeichneten Kerne auffallen.

Bei *Melolontha* war ich nicht in der Lage, solche distinkte Keimzellen zu entdecken. Die Endkammer erschien mir (l. c. Fig. 11) als eine, mit gleichartigen, sehr kleinen Zellen erfüllte Verlängerung der Eiröhre, in welcher ein besonderes Keimlager nicht zu unterscheiden war.

Die Resultate KORSCHELTS [2]), dessen Arbeit wohl vor der oberwähnten polnischen Arbeit, jedenfalls aber gleichzeitig mit der Einreichung meiner diesbezüglichen vorläufigen Mitteilung [3]) er-

---

[1]) WIELOWIEYSKI, Über den Bau des Insektenovariums. Krakau 1886.

[2]) E. KORSCHELT, Über die Entstehung und Bedeutung der verschiedenen Zellelemente des Insektenovariums. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 43. Herausgegeben 31. Dezember 1885.

[3]) WIELOWIEYSKI, Zur Morphologie des Insektenovariums. Zool. Anz. 1886. eingereicht 15. Dezember 1885.

schienen ist, verdienen hier schon aus dem Grunde etwas eingehender besprochen zu werden, als es mir in vorhergehenden Arbeiten nicht vergönnt war, auf dieselben zu reflektieren.

Bei der Beschreibung der Endkammer von *Rhizotrogus solstitialis* und *Hydrophilus piceus* kommt Korschelt teilweise zu ähnlichen Resultaten wie diejenigen, die von mir unabhängig an Cantharis und Melolontha erzielt wurden, teilweise aber zu solchen, die mit meiner Auffassung nicht übereinstimmen.

Daß die bekannte Ooblastentheorie Wills auch an diesen Objekten von Korschelt nicht bestätigt werden konnte, war wohl schon aus den Tatsachen vorauszusehen, welche ich gegenüber Will an Pyrrhocoris festgestellt hatte. Ebenso stimme ich mit Korschelt in der Erkenntnis überein, daß die Keimzellen am Grunde der Endkammer, unterhalb der großkernigen Endkammerzellen ihren Ursprung haben und dort in die jungen Eizellen übergehen.

Im Gegensatze zu ihm stehe ich aber punkto seiner Auffassung, die er hauptsächlich bei Hydrophilus kundgibt, daß das Keimlager ebenso auch nach oben zu neue Endkammerzellen zu erzeugen in der Lage ist, was mit der von ihm ausgesprochenen Meinung im Zusammenhang steht, daß die Endkammerzellen im Dienste der Dotterbildung einer Auflösung unterliegen, wie er es bei den Hemipteren nachgewiesen zu haben glaubte.

Nachdem ich aber oben mit Evidenz den Dotterbildungsvorgang bei den Hemipteren ganz anders dargestellt habe und die Auflösung der Dotterzellen während ihrer Tätigkeit geradezu ausschließe, muß auch hier die diesbezügliche Darstellung einer Revision unterliegen. Wohl stehen diesem Autor die interessanten, in der Endkammer des Hydrophilus entdeckten „freien protoplasmatischen Räume“ (seine Fig. 64, 71) zur Begründung seiner Anschauung zu Diensten, in denen Auflösungsstadien der Endkammerkerne vorkommen sollen, was alles von ihm mit den an Hemipteren erhaltenen Resultaten identifiziert wird. Nachdem nun aber gerade diese histologischen Details in meinen Präparaten vollkommen anders auftreten, kann ich (bei Mangel eigener eingehender Untersuchungen bezüglich Hydrophilus) im besten Falle an eine spezifische Erscheinung — eine Ausnahme — denken, welche teilweise schon dadurch angezweifelt werden kann, als der auf Fig. 68 des Verfassers dargestellte Längsschnitt von einem etwaigen Auflösungsraume der Endkammer auch nicht eine Spur bemerken läßt.

Meine neuesten Untersuchungen führen mich nun wieder zu denjenigen Behauptungen zurück, die ich l. c. über den Bau und

die Bedeutung einzelner Bestandteile des Ovariums dieser Insektengruppe aufgestellt hatte. Nach diesen Untersuchungen lassen sich die Ovarien der Koleopteren in drei Gruppen einteilen, welche durch morphologische und physiologische Momente voneinander geschieden sind. Die erste Gruppe bildet der Typus Cantharis, die zweite der Typus Melolontha, die dritte der Typus Dytiscus.

Der erste Typus nähert sich am meisten demjenigen der Hemipteren.

Die kolbenförmige Endkammer dieser Ovarien, die ich bei Cantharis (l. c. Fig. 10), Coccinella (unsere jetzige Fig. 30) untersucht habe, zerfällt wie bei diesen in zwei distinkte Teile, das Keimlager, welches den unteren Teil derselben einnimmt und die eigentlichen Endkammerzellen, welche den weitaus größten Raum der Endkammer gegen ihre Spitze zu ausfüllen.

Das Keimlager, welches schon in frühen Larvenstadien zur Differenzierung kommt, besteht anfangs aus kleinen kleinkernigen Keimzellen, welche sich nach unten zu vergrößern und (bei gleichzeitigem Übergang des Kernes ins Keimbläschenstadium) nach unten als Eizellen hinuntergleiten. Bei dieser Ortsveränderung gelangen sie in die unterhalb der Endkammer befindliche Ansammlung embryonaler Zellen, welche das Follikelepithel zu liefern haben, wo sie zuerst von mehreren, dann zuletzt aber von einer einzigen Follikelepithellage umfaßt werden.

Oberhalb des Keimlagers befinden sich die großen großkernigen Endkammerzellen, welche an die Nährzellen der Hemipteren mit dem Unterschiede erinnern, daß sie den ganzen Raum der Endkammer als gleichartiges Parenchym ausfüllen, ohne den charakteristischen zellenlosen Markraum im Inneren des Kolbens zu bilden. Somit sind sie auch der charakteristischen Ausläufer bar, welche bei Hemipteren diese Zellen mit den Dottergängen verbinden.

Der Mangel der Dottergänge[1]) bringt wohl mit sich die Frage, welchen Zweck diese Zellen zu erfüllen haben, nachdem sie von den heranreifenden Eizellen so entfernt liegen. Es ist nicht zu verwundern, daß diese Zellen ursprünglich für Keimzellen gehalten wurden. Wenn wir aber unsere diesbezüglichen Zeichnungen betrachten, können wir nicht umhin zu konstatieren, daß zwischen den eigentlichen Keimzellen, deren Umwandlung in Eizellen leicht

---

[1]) Die zarten, faserigen Gebilde, die an der Grenze zwischen Eizellen und Dotterzellen angetroffen werden, dürfen hier als Dottergänge im Sinne der Hemipteren nicht gedeutet werden. Näheres darüber folgt.

zu verfolgen ist, und den oberhalb gelegenen Endkammerzellen ein großer Unterschied besteht.

Fig. 30 zeigt den unteren Teil der Endkammer von Coccinella septempunctata, wo die Grenze zwischen beiden Zellsorten dadurch stark ins Auge fällt, daß die kleinsten Keimzellen direkt an die großen Endkammerzellen stoßen.

Sollte hier aber die Größe der Zellen nicht entscheidend erscheinen, so bilden die Größenverhältnisse und die histologische Beschaffenheit der Zellkerne einen zu prägnanten Unterschied, als daß er übersehen werden dürfte. Indem nämlich die Kerne der Keimzellen im oberen Teile des Keimlagers recht klein sind und verhältnismäßig wenig Chromatin enthalten (nach unten zu verlieren sie, wie bekannt, ihre Chromatinreaktion noch mehr), sind die Kerne der benachbarten Endkammerzellen groß und chromatinreich, was sowohl auf Fig. 30 als insbesondere auf Fig. 31 auftritt, wo durch Zerzupfung isolierte Elemente des unteren Teiles einer Endkammer von *Telephorus fuscus* dargestellt wurden.

Daß eine Umwandlung der großen oberhalb gelegenen Kerne in die kleinen Kerne der Keimzellen undenkbar ist, scheint kaum bestreitbar, es wäre denn, daß man spezielle Verkleinerungsprozesse annehmen würde, von denen hier aber keine Spur zu finden ist.

Ebenso aber müssen wir hier betonen, daß auch ein Nachschub der oberhalb liegenden Endkammerzellen seitens dieser kleinen Zellen des Keimlagers, wie es von Korschelt für Hydrophilus vermutet wird, ausgeschlossen ist.

Nachdem nun aber diese Zellen keine Eibildner sind, so können sie nichts anderes als eine besondere Kategorie von Nährzellen darstellen.

Ihre saftige Konsistenz, insbesondere aber die Größe und der Chromatinreichtum ihrer Zellkerne sind außerdem auch Merkmale, die ihnen einen drüsigen Charakter verleihen und den Nährzellen der Hemipteren an die Seite stellen. Nun scheint aber ihre Funktion bei weitem nicht so intensiv wie bei letzteren, was teils im Mangel von Dottergängen, teils aber auch in der Tatsache zum Ausdruck kommt, daß ich an keinem solchen Zellkerne amitotische Teilung beobachten konnte.

Ist nur die trophische Natur dieser Zellen annehmbar, so scheint es passend, dieselbe als beschränkt aufzufassen und auf diejenigen Entwicklungsstadien der Eizellen zu beziehen, wo diese letzteren noch im Keimlager befindlich, somit in nächster Nachbarschaft ihrer Nährzellen liegen.

Daß die älteren Eier bloß durch Vermittlung des Follikelepithels ernährt werden, liegt an der Hand. Wohl ist es aber auch möglich, daß die um die jüngeren Eizellen und Eikammern vorhandenen Lakunen (wie dieselben auf Fig. 30 gezeichnet wurden) zur Beförderung der Nährsekrete dieser Zellen auch in weitere Entfernung dienen können.

Der zweite Typus umfaßt die Ovarien von Melolontha, Geotrupes, Tenebrio, Blaps etc.

Von Melolontha haben wir oben gesprochen, wo der Bau der erwachsenen Ovarien dieser Spezies laut meiner zitierten Darstellung behandelt wurde. Hier lasse ich nur die Beschreibung des jüngeren Stadiums dieser Ovarien folgen, wie dieselben bei der Puppe gefunden werden.

Fig. 28 und 29 stellen zwei zu demselben Längsschnitte gehörende Teile des Ovariums dar, zwischen denen ein großes (etwa $^1/_3$ der Gesamtlänge messendes) Mittelstück weggeschnitten wurde.

Der oberste Teil der Endkammer, welcher im Imagozustand sehr schwach ist und gegen die Masse der verlängerten Endkammer zurücktritt, ist im Puppenstadium aus großen, blasigen Zellen gebildet, welche helles Protoplasma und je einen runden chromatinhaltigen Zellkern enthalten. An der Peripherie scheinen sie epithelial angeordnet zu sein, im Innern sind sie parenchymatisch polygonal. Nach unten zu stoßen diese Zellen an die kleinen, durchaus polygonalen Zellen, die den ganzen Raum der Endkammer ausfüllen und von mir schon l. c. beschrieben wurden.

Nachdem ich noch nicht dazu gekommen bin, noch jüngere Stadien zu untersuchen, kann ich nicht die morphologische Bedeutung dieses obersten Abschnittes der Endkammer mit ganzer Sicherheit beurteilen. Im ersten Augenblicke habe ich denselben für eine eigentümliche Modifikation des Endfadens betrachtet, was an und für sich nicht ausgeschlossen ist. Nachdem ich dann aber später an der obersten Spitze der Endkammer in jugendlichen Stadien gewisser Insekten sogenannte Versonsche Zellen zu sehen Gelegenheit hatte, halte ich es nicht für ausgeschlossen, daß hier eventuell eine besondere Kategorie dieser Gebilde uns vorliegen könnte. Jedenfalls betrachte ich doch erstere Ansicht als die wahrscheinlichere, wobei diese Zellen denjenigen der Endfadenbasis bei den Hemipteren zu homologisieren wären.

Fig. 29 zeigt wieder den untersten Teil der Endkammer derselben Eiröhre, in der noch die Ausscheidung der Eizellen nicht eingetreten ist.

Der größte Teil dieses Organes ist mit denselben polygonalen Zellen erfüllt, die im oberen Abschnitte angetroffen werden. Unterhalb derselben sieht man eine kelchartig ausmodellierte Zellage, welche die ganze Endkammer von unten umfaßt. Dieselbe besteht aus hellen, von dichtem Protoplasma bestehenden Zellen mit verhältnismäßig kleineren Kernen. In der oberen Schichte sind sie mehr oder weniger linsenförmig zusammengedrückt und in einer nach unten ausgebuchteten Bogenlinie angeordnet, so daß die Zellage gegenüber der direkt anstoßenden Endkammer eine Vertiefung bildet.

Dieser Teil der Ovarialanlage entspricht derjenigen Zellengruppe im Hemipterenovarium, die wir auf Fig. 25 und 26, sowie auf Fig. 1 und 5 mit *Ep* bezeichneten und als Anlage (Ursprungsstätte) des Follikelepithels betrachteten.

Es ist die Zellenlage, in welcher die später im unteren Teile der Endkammer herausdifferenzierten Eizellen zur weiteren Ausbildung gelangen und mit einer entsprechenden Anzahl Follikelzellen ausgestattet werden.[1])

Diese Zellage geht nach unten zu in diejenige Zellschichte über, welche die Wandung der Eiröhre (Follikelepithel) ausmacht.

Die Ursache, die uns bestimmt, diese Ovarien von dem vorhergehenden Typus auszuscheiden, liegt darin, daß wir kein gesondertes Keimlager finden, wie wir dasselbe bei den Wanzen- und beim Cantharis-Typus gesehen haben, sondern, daß das Zellparenchym der Endkammer von ihrem Scheitel bis zur Epithelanlage aus gleichartigen Zellen besteht, aus welchen in ihrer untersten Partie durch direkte Vergrößerung Eizellen entstehen.

Diesen letzteren Prozeß habe ich speziell bei *Geotrupes* genauer verfolgen können.

Fig. 40 stellt einen Teil eines Längsschnittes der Endkammer dieser Spezies dar. Die große, kolbenförmige Endkammer zeigt darin eine vollkommene Übereinstimmung mit derjenigen von Melolontha, daß die Zellen, welche ihren ganzen Raum ausfüllen, vollkommen gleichartig erscheinen und auf den ersten Blick als eine und dieselbe Kategorie erkannt werden müssen. Solcher Weise erinnert das Bild auch vollkommen an die Längsschnitte von embryonalen Hemipterenovarien, die wir auf Fig. 24 und 37 dargestellt haben.

---

[1]) Näheres über die Ernährung der Eizellen bei Melolontha und das Verhältnis derselben zu den Epithelzellen finden wir in der frisch erschienenen Arbeit von Mollison: Die ernährende Tätigkeit des Follikelepithels bei Melolontha. Zeitschr. f. wiss. Zool., 1904.

Der Unterschied besteht nur darin, daß, während bei Hemipteren auf das Stadium Fig. 24 dasjenige von Fig. 26 folgt, wo eine (noch frühzeitig im Larvenstadium) scharfe Sonderung zwischen Eizellen und Nährzellen erfolgt, hier von einer solchen nicht die Rede ist.

In demjenigen Entwicklungsstadium, welchem unser Längsschnitt entnommen wurde, ist außerdem zu konstatieren, daß sowohl die Beschaffenheit des Protoplasmas als auch der Zellkerne beiderlei Elemente vollkommen ähnlich ist. Das Protoplasma ist gleichmäßig feinkörnig, stark lichtbrechend, von dichtem Gefüge. Die Zellkerne kugelig, mit dicker Membran und in beiden Fällen sehr ähnlichem Inhalte, nachdem das spärlich vorhandene Chromatin sich bei der Schrumpfung dicht an den Nukleolus anlegt, so daß ein einziges, zentral gelegenes, knollenförmiges, etwas zackiges Korn entsteht, welches das Zentrum des hellen Kernsaftes einnimmt. (Möglicherweise liegt hier das „Synapsisstadium" beiderlei Zellkerne vor.)

Diese Endkammerzellen zeigen noch eine Eigentümlichkeit, die auf unserer Fig. 41, 41*a* und 42 wahrzunehmen ist: daß dieselben in manchen Fällen zwei oder sogar mehrere Kerne enthalten, wodurch sie zu größeren Gebilden werden. Ob diese Mehrkernigkeit nicht etwa durch künstliches Verschwinden diesbezüglicher Zellgrenzen zustande kam, schien mir anfangs noch nicht vollkommen außer Zweifel. Nachdem ich aber mittelst Mazerationsmethode eine größere Anzahl Endkammern von Melolontha, Geotrupes, Blaps und Tenebrio untersuchte, bin ich geneigt, solche vielkernige Gebilde als normale Erscheinungen zu betrachten, die bei der Eibildung ihre Rolle spielen. Bevor meine diesbezüglichen Untersuchungen publizirbar werden, führe ich hier nur Abbildungen von solchen Gebilden bei Geotrupes (Fig. 41a) und Tenebrio (Fig. 42) vor, die nach Essigsäure-Alkohol-Glyzerin-Mazerationspräparaten hergestellt wurden.

Der Übergang von diesen Zellkernen zum Keimbläschen ist auch ein so allmählicher, daß man die Grenze zwischen den oberen Zellen und deren Kernen einerseits und den jungen Eizellen beinahe nicht finden kann. Die sehr bescheidene Menge Chromatin, welche in allen Zellkernen dieser Endkammer auf solchen Präparaten zu finden ist, ließe eher die Vermutung zu, daß diese Ovarialpartie nur aus j u n g e n K e i m z e l l e n b e s t e h t, deren Funktionstypus demjenigen der Eizellen viel näher als demjenigen der nutritiven Endkammerzellen steht, die wir bei Hemipteren und der vorher unterschiedenen Coleopterengruppe finden.

Die Endkammer von Geotrupes würde somit den Typus einer germinativen Endkammer darstellen — mit der Beschränkung etwa, daß von den vielen tausenden Zellen, die in diesem Organe vorkommen, auch bei mehrjähriger Lebensdauer des Weibchens nicht alle zu Eizellen herangebildet werden, sondern zum großen Teile zugrunde gehen, ohne in typische Dotterzellen umgewandelt zu werden.

Einige Käferfamilien wie die Carabiden und die Dytisciden, bilden bekanntlich rücksichtlich der Bildung und Ernährung ihrer Keimzellen, sowie der Konfiguration ihrer Eiröhren allen übrigen Coleopteren gegenüber in der Richtung einen auffallenden Gegensatz, daß sie sogenannte meroistische Ovarien (Leuckart) besitzen.

Dieser Typus, den wir weiterhin bei allen Dipteren, Hymenopteren und Lepidopteren wiederfinden, besteht darin, daß die einzelnen Eizellen mit Gruppen von Dotterzellen in der Eiröhre alternieren.

Wenn wir nun eine solche Eiröhre bis zu ihrer Spitze hin verfolgen, finden wir, daß sich diese letztere wohl auf den ersten Blick als eine mit parenchymatischen Elementen ausgefüllte Endkammer darstellt. Eine Scheidung in obere Nährzellen und untere Eizellen, wie es bei den beiden vorher behandelten Gruppen der Fall ist, können wir hier nicht konstatieren. Vielmehr sehen wir hier im obersten Ende der Eiröhre einen Raum, in welchem beiderlei Elemente, die in den unteren Eiröhrenfächern geschieden auftreten, in einer gleichartigen, embryonalen Zellgruppe solcherweise vereint sind, daß man die jungen Eier von den jungen Dotterzellen nicht unterscheiden kann (Fig. 35).

Den ganzen Raum, den dieses embryonale Zellenmaterial ausfüllt, können wir somit unmöglich mit der Endkammer der Hemipteren und der ersten Coleopterengruppe gleichstellen.

Indem nämlich die Endkammer derselben im Imagostadium in ihrer Hauptmasse eine Art Dotterdrüse darstellt, bleibt sie hier bis zum Lebensende des geschlechtsreifen Tieres aus embryonalem Material zusammengesetzt und längere Zeit imstande, sowohl neue Eizellen als auch Dotterzellen zu erzeugen. Ich habe solche Gebilde mit dem Namen „germinative Endkammer“ (l. c.) belegt, um ihren embryonalen Charakter zu kennzeichnen.

Man könnte hier den Einwand erheben, daß in der nutritiven Endkammer der Hemipteren auch embryonales Material

vorkommt, indem einerseits das eigentliche Keimlager, d. h. der Raum, wo die jungen Eizellen angehäuft liegen, bis zur Herausbildung aller jungen Eier ein embryonales Aussehen zur Schau trägt, andrerseits auch an der Spitze der Dotterkammer kleinere Zellen vorgefunden werden, welche wohl schon zur Funktionszeit der unteren Dotterzellen einen embryonalen Charakter zeigen; doch ist die hier auftretende frühzeitige Scheidung der embryonalen Elemente in Dotterzellen und Eizellen eine so prägnante, daß man den bleibenden embryonalen Charakter der „germinativen Endkammer“ als maßgebenden Unterscheidungsfaktor ansehen muß.

Was die anderen Einzelheiten des hier behandelten Organes anbetrifft, muß ich auf einen Unterschied zwischen meiner Auffassung und derjenigen KORSCHELTS noch in der Richtung hinweisen, daß der letztere Forscher auf Grund seiner Abbildungen (l. c. pag. 505) einen direkten Übergang zwischen Endfaden und Endkammer aufrecht erhält, indem er sagt, daß die Kerne der Endkammer von Dytiscus „als direkte Fortsetzung der Kerne des Endfadens zu betrachten sind“, wogegen ich konstatiere (Fig. 35), daß die Zellen des Endfadens an der Grenze der Endkammer eine deutliche Scheidung von denjenigen der Endkammer aufweisen und — wie es sonst bei anderen Ovarien beschrieben wurde — in der Querachse des Endfadens ausgezogen, sich von den runden Keimzellen der Endkammer ganz genau unterscheiden lassen.

Der Inhalt der Endkammer dieser Ovarien ist von verschiedenen Autoren behandelt worden, ohne jedoch definitiv aufgeklärt worden zu sein. Die älteste Auffassung, welche von vielen geteilt wurde, besteht darin, daß man sich die Ovarialspitze von einem plasmatischen Syncytium erfüllt dachte, aus welchem allmählich distinkte Ei- und Nährzellen zur Sonderung gelangen sollten.

Als Verdienst WILLS[1]) ist hervorzuheben, daß derselbe zuerst dieser Anschauung entgegentrat, indem er eine frühzeitige Sonderung dieses Plasmas in einzelne mehrkernige Körper feststellte, welcher je eine Eizelle und die dazu gehörenden Nährzellen nacheinander zur Ausscheidung bringt.

GIARDINA[2]) pflichtet dieser Anschauung bei, indem er gleichzeitig den Teilungsmodus des Oogonienkernes näher studiert und die hierbei auftretenden karyokinetischen Vorgänge beschreibt.

---

[1]) L. WILL, Oogenetische Studien. Eibildung bei Colymbetes. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, 1885, 42. Bd.

[2]) GIARDINA, Origine dell' oocite e delle cellule nutrici nel Dytiscus. Internat. Monatschr. f. Anat. u. Physiol., 1901, 18. Bd.

Indem ich auf die interessanten Resultate dieser Arbeit verweise, möchte ich hier hauptsächlich auf die Tatsache Nachdruck legen, daß dieser Autor eine direkte Filiation der Nährzellengruppe mit der entsprechenden Eizelle feststellt und sogar eine zeitweise Verbindung vermittelst plasmatischer Brücken findet.

Nachdem aber diese Verbindungen zwischen Eizelle und Nährzelle des Dytiscus eine vollkommene Homologie mit den Verbindungsfäden (Dottergängen) bei den Hemipteren darzustellen scheinen, haben sie den Wert, daß sie ein erwünschtes Licht auf die noch unbekannten Vorgänge der Entstehung und Scheidung der Nähr- und Eizellen jener mit endständiger Nährkammer versehenen Ovarien zu werfen in der Lage sind.

Die Verbindung der Nährzellen der Endkammer bei den Hemipteren mit den Oocythen würde, danach urteilend, ebenso als eine primäre, bei der differenzierten Teilung der Oogonien entstandene zu erklären sein, wobei nur der Unterschied obwalten würde, daß bei meroistischen Ovarien die Verbindung nur kurze Zeit (während des Aufenthaltes der beiderlei Elemente in der Endkammer) dauert, wogegen bei den mit endständiger Nährkammer versehenen Ovarien dieselbe viel länger fortbesteht und zu jener mächtigen Ausbildung der Verbindungsbrücken führt, welche es zuläßt, daß die Eizellen weit entfernt von ihren Nährzellen im Ovidukt liegen können, ohne ihre nutritive Verbindung mit denselben zu verlieren.

Die Einzelheiten dieser Differenzierungsvorgänge bei den Hemipteren, insbesondere die Feststellung der Zahl der Nährzellen, die zu einer jeden Oocythe hingehören und somit gemeinsamen Ursprung haben, sind nach den mir zur Verfügung stehenden Präparaten noch nicht eruierbar gewesen; doch scheint es außerordentlich lohnend, dieselben zu verfolgen. [1])

Im Laufe der weiteren Entwicklung nehmen die Eizellen schon den ganzen Durchmesser der Eiröhre ein. Diesen Punkt möchte ich als die untere Grenze der Endkammer gelten lassen, da sie auch eine merkliche Verjüngung aufweist.

Wo die eigentliche Funktion der Dotterzelle gegenüber der Eizelle beginnt, ist schwer anzugeben. Ihre Beschaffenheit ändert sich von ihrem embryonalen Stadium an in der Richtung, daß die Zellkerne anfangs von jungen Keimbläschen kaum unterscheidbar, weiterhin verhältnismäßig bedeutender wachsen und im Gegensatze

[1]) Während der Drucklegung vorliegender Arbeit ist es dem Verf. tatsächlich gelungen, eine Reihe solcher Präparate herzustellen, die diesbezüglich gewisse Aufklärungen verschaffen. Näheres folgt.

zum Keimbläschen, welches seinen Chromatininhalt vollständig umbildet und reduziert, denselben bedeutend vermehren, so daß der Zellkern einer Dotterzelle einen dichten Knäuel von dünnen Chromatinfäden mit unbedeutenden Knötchen enthält, ohne hierbei aber größere Nukleolen aufzuweisen, welche bei der intensiven Methylgrünfärbung des Chromatins durch ihre Farblosigkeit zu unterscheiden wären. Der Chromatinfaden ist im lebenden Zustande so wenig lichtbrechend, daß der ganze Zellkern wie eine wasserklare Vakuole aussieht, bis der Gerinnungsprozeß den feinen Inhalt zu verraten beginnt.

Eine besondere Zellmembran ist an den Dotterzellen nicht zu beobachten.

Das Follikelepithel bei Dytiscus weist verschiedene Verhältnisse auf, der Ovarialgegend gemäß, in der es sich befindet.

In den oberen Teilen der Eiröhre, längs der jüngeren Ei- und Dotterfächer erscheint es aus flachen, endothelartigen Zellen aufgebaut, so daß es ein dünnes Häutchen darstellt. Ob dasselbe auch in der Endkammer die Regel ist, kann ich noch nicht mit Sicherheit behaupten, nachdem es oft den Anschein hat, als ob die Endkammer nur mit der Tunica propria umhüllt wäre, innerhalb deren kleine Wanderzellen herumkriechen, die als Anlage dieses Epithels gelten dürften.[1]) Auf älteren Eikammern wird es zylindrisch oder palissadenförmig und entwickelt sich durch die Größenzunahme der diesbezüglichen Zellen so bedeutend, daß es dann das große erwachsene Ei von allen Seiten umfäßt.

In den älteren Eikammern, in denen schon das Chorion in seinen Anfängen als dünnes Häutchen der Eizelle aufliegt, können wir eine Differenzierung des Inhaltes dieser Follikelzellen konstatieren, die wir auf Fig. 33 dargestellt haben.

Es sind rundliche oder oval-knollenförmige, stark lichtbrechende, farblose, glashell durchsichtige Körner, die in 1—2-Zahl von der Eiseite im Protoplasma der Follikelzellen enthalten sind. In Säuren einerseits, andrerseits in Alkohol-Äther unlöslich, scheinen sie entweder eiweißartige Konkremente, die der Eizelle als Nahrung dienen sollen oder aber ein chorionbildendes Material darzustellen, welches letztenfalls dem Chitin verwandt sein dürfte. Die Färbbarkeit der-

[1]) Diese Ansicht wird auch durch die Korscheltschen Querschnitte (l. c. Fig. 20, 21 und 22) bekräftigt, wo diesbezügliche Wanderzellen dieselbe Rolle auch in entwickelten (oberen) Dotterkammern zu spielen scheinen. Sonst sind auch individuelle Unterschiede zu gewärtigen.

selben mit Eosin scheint für die erstere Vermutung zu sprechen. Die Zellkerne liegen gegen die Außenseite der Eiröhre zu.

Wenn wir unsere obige Darstellung mit den KORSCHELTschen Schnitten vergleichen, konstatieren wir einen dahin gehenden Unterschied, daß bei letztgenanntem Autor die Zellgrenzen der Follikelzellen (z. B. seine Fig. 18, 19, insbesondere 24) nicht erkennbar sind, wodurch die Zellkerne in einer homogenen Plasmamasse gelegen erscheinen. Da ich an lebenden (d. h. im Absterben begriffenen, frischen) Ovarien immer deutliche Zellgrenzen zu konstatieren in der Lage war, was auch auf mit Essigsäure unter dem Deckglas behandelten Organen zu erzielen ist, muß ich annehmen, daß die Konservierungsmethoden, welche für Schnittserien Anwendung finden, eine teilweise Modifizierung des natürlichen Sachverhaltes herbeiführen.

Dasselbe kann ich von Fig. 9 und 10 des Verfassers sagen, wo der Endfaden als homogene Plasmamasse mit eingestreuten Kernen dargestellt wird, wogegen meine bei obiger Methode beobachteten Objekte meist distinkte, spindelförmige oder faserförmige, nebeneinander angeordnete, in der Nähe der Endkammer sogar der Quere nach orientierte Zellen zeigen (Fig. 35). Wie aus derselben Fig. 35 ersichtlich, sind unterhalb des Endfadenansatzes noch anders geartete, den Oogonien an Größe bedeutend nachstehende Zellen bemerkbar, welche gewöhnlich mit zum Endfaden gerechnet werden.

Nach meinem Dafürhalten bildet diese Zellengruppe die Ursprungsstätte der obenerwähnten Wanderzellen, die schließlich zu Follikelepithelzellen werden *(Ft* und *Fc)*.

Über das Schicksal der Dotterzellen in den Ovarien vom Dytiscus und einigen anderen meroistischen Ovarien, bei Insekten habe ich folgendes zu berichten:

Die meisten Autoren haben die Sache so dargestellt, als ob diese Zellen vollständig aufgelöst und vom Protoplasma des Eies aufgenommen werden würden, was auch als eine Konsequenz der irrigen Ansicht über das Verhalten der Nährzellen in den Endkammern der Hemipteren zu betrachten ist. PAULCKE (Über die Differenzierung der Zellelemente im Ovar der Bienenkönigin. Zool. Jahrbücher, 1900, Bd. 14) bringt sogar eine Abbildung bei, in welcher die Aufnahme der Dotterzellen von der Eizelle dargestellt wird.

Dagegen habe ich schon in meiner polnischen Arbeit (1886) meine Ansicht dahin geäußert, daß ebensowenig die Endkammer-

zellen als auch die Dotterzellen einiger meroistischen Ovarien (Diptera) einer Auflösung unterliegen, sondern nach Abschluß ihrer Tätigkeit zusammenschrumpfen, wobei sie jedoch noch in der Eikammer oberhalb des beinahe reifen und mit Chorion versehenen Eies als kleine, mit vollständigem, chromatinhaltigem Zellkerne versehene Zellen wahrzunehmen sind. [1])

Gegenüber jenen l. c. angeführten Beispielen muß ich hier ein abweichendes Verhalten der Dotterzellen bei Dytiscus marginatus beschreiben.

In den ältesten Dotterkammern der Eiröhren dieser Tiere finden wir an den Dotterzellen einen charakteristischen Umwandlungsprozeß, der dahin geht, daß sich das Chromatin des Kernes einerseits, andrerseits das Protoplasma der Zelle in Knötchen zusammenballt, wobei der Organismus der Dotterzelle zugrunde geht.

Der Anfang dieses Prozesses besteht darin, daß man zuerst eine der Peripherie parallele Spaltung im Protoplasma wahrnimmt, wodurch auf dem Medianschnitte eine ringförmige Abtrennung einer peripherischen Protoplasmaschichte zustande kommt. Im zweiten Stadium bemerken wir eine radiäre Teilung dieser peripherischen Schichte, mit gleichzeitigem Zusammenballen der einzelnen Abschnitte zu Knollen — was nachher auch in der zentralen Protoplasmaschichte mit der Variante eintritt, daß dieselbe bei diesbezüglichen Umwandlungen größere oder kleinere Partien des Chromatins aus dem sich gleichzeitig auflösenden Zellkerne aufnimmt.

Das Chromatin, welches in jenen Ballen in Form von mehr oder minder kugelförmigen Tropfen auftritt, hat scheinbar hierbei seine ursprüngliche Qualität in der Richtung geändert, daß es nicht mehr als ein gewundener Fadenknäuel mit stellenweisen Verknotungen auftritt, sondern merklich verflüssigt ist, eher ölartige Tropfen darstellt, die sich von den übrigen Protoplasmaballen der desorganisierten Dotterzelle dadurch unterscheiden, daß sie in Methylgrün intensiv grün, etwas ins Dunkelblaue gefärbt werden. Was die Konsistenz der Protoplasmaballen anbelangt, so sind dieselben anfangs mehr dem körnigen Aussehen des lebenden Plasmas näher — später werden sie immer homogener, bis sie endlich ganz durchsichtig werden und beinahe an Glassplitter erinnern (Fig. 36 *d*). In Farbstoffen, wie Karmin, Saffranin oder Eosin, werden sie diffus schwach gefärbt, lassen sich aber ziemlich leicht entfärben. In Methylgrün bleiben sie farblos mit Ausnahme der Fälle,

[1]) Vgl. meine polnische Arbeit: „Untersuchungen über die tierische Zelle." Abh. d. Krakauer Akademie der Wissenschaften, 1887, Taf. I, Fig. 13 u. 15.

wo ein Chromatinpartikelchen in einem solchen Ballen mit eingeschlossen wurde.

Im spätesten Stadium, das mir vorläufig bekannt ist, finde ich die ganze Dotterkammer mit diesen beiderlei Konkretionen prall gefüllt. Ihr weiteres Schicksal ist mir unbekannt. In der Eikammer habe ich keine von denselben gesehen.

Diese Konkretionen erinnern durch ihre Konsistenz und ihr Lichtbrechungsvermögen, sowie ihr Verhalten gegenüber Reagentien an diejenigen glashellen Körperchen, die wir an dem an das Ei gekehrten Ende der Follikelzellen gesehen haben, diese letzteren aber meistenteils um das Mehrfache an Größe übertreffend (Fig. 33).

III. Panoistische Ovarien.

Dieser, schon von Lubbock und Leuckart definierte Ovarientypus zeichnet sich bekanntlich durch den vollständigen Mangel jedweder Dotterzellen aus, wobei die Ernährung der heranreifenden Keimzellen ausschließlich durch Diffusion der Nährstoffe von der Leibeshöhle aus direkt erfolgt. Nun sind in diesen Ovarien einige Momente zu betonen, welche auf unteren Abbildungen zur Geltung kommen.

Fig. 38 zeigt den Scheitelteil einer Eiröhre von *Ephemera*. Der obenan liegende Endfaden besteht aus einer einzigen Reihe von Zellen, die anfangs länglich und schmal, gegen die Eiröhre zu breit und kurz werden, wobei sie die anderswo beobachtete transversale Lage einnehmen, wodurch sich die Grenze des Endfadens gegen das eigentliche Ovarium deutlich hervorhebt. In allen Jugendstadien sehen wir diese Zellen voneinander durch scharfe Linien getrennt, die auf gehärteten Objekten sogar als Spalträume auftreten können. In späteren Lebensphasen können die Grenzen undeutlich werden, indem der Endfaden zu einem Bindegewebsstrange metamorphosiert wird. Die Kerne dieser Zellen sind groß und blasig, mit schwachem Chromatingerüste, welches in frisch untersuchten Organen unsichtbar ist.

Unterhalb der letzten Zelle des Endfadenkomplexes sehen wir das eigentliche Ovarium. Dasselbe umfaßt den ganzen, von der strukturlosen Tunica propria abgegrenzten Hohlraum, in welchem oben die ganz kleinen und gleichen, runden Keimzellen, nach unten zu die sich allmählich vergrößernden Eizellen befindlich sind.

Außer diesen zwei gleichwertigen Elementen finden wir auch die bei Dytiscus näher beschriebenen Follikelepithelzellen, die in der hier abgebildeten Scheitelpartie noch in Form von kleinen,

zerstreuten Wanderzellen *(a)* der Tunica propria anliegen, nach unten zu endothelartig abgeflacht erscheinen und bei einer regen karyokinetischen Zellteilung immer zahlreicher werden, bis sie endlich bei älteren Eizellen Palissadenform annehmen. Wie es schon ganz treffend von CONKLIN (Amer. Naturalist, 1903) bewiesen wurde, tritt gegen Schluß dieser Entwicklung auch amitotische Kernteilung auf, wobei aber keine Zellteilung mehr folgt und die Kernteilung der Follikelzellen überhaupt ihr Ende hat.

In den an der Spitze (Endkammer *l. t.*) der Eiröhre befindlichen Keimzellen können wir reichlichen Chromatininhalt konstatieren, dessen Umwandlungen oft sehr bequem zu verfolgen sind.[1])

Bei *Locusta viridissima*, deren junge Eiröhre auf Fig. 39 dargestellt wurde, ist im Prinzip genau derselbe Bau zu beobachten, wobei wir auf die deutliche Abgrenzung der in der Endkammer enthaltenen Keimzellen speziell hinweisen. Außerdem möchten wir die in den älteren Eizellen auftretenden Körnchenansammlungen hervorheben, die ich schon in einer älteren Arbeit (Studien über die Tierzelle, Krakau 1887) bei Anchomenus und Ichneumon, KORSCHELT (1886) bei Dytiscus gesehen hat. Indem nun aber dieser letztere Forscher die Körnchenzüge als Beweis der eiernährenden Tätigkeit der Dotterzellen hinstellt und aus der Lage der Dotterfächer die Richtung derselben erklärt, glaube ich nach dem vorliegenden Bilde, wo die Dotterzellen vollkommen fehlen und die Nahrungsaufnahme wahrscheinlich auf die ganze Eioberfläche verteilt ist, die Körnchenfigur auf viel kompliziertere Vorgänge der Dotterbildung zurückführen zu müssen.

Die Keimbläschen befinden sich anfangs im Zentrum der Eizelle, wie es auf beiden Abbildungen zu sehen ist. Im Laufe der Eireifung haben sie aber oft die Tendenz, z. B. bei *Gomphoceros*, gegen den unteren Eipol hinunterzugleiten, was wohl, beim Mangel von Dotterzellen, auch nicht durch Ernährungsmotive zu erklären sein dürfte.

Resumé.

Nach obigen Auseinandersetzungen kann die Konstitution der Insektenovarien in folgenden Punkten präzisiert werden.

I. Als prinzipielle Bestandteile dieser Organe sind: der Endfaden, die Tunica propria, das Follikelepithel und die Keimzellen zu betrachten, welche Elemente bei keiner Eiröhre fehlen.

---

[1]) v. GIARDINA: Sui primi stadi dell'oogenesi e principalmente sulle fasi di sinapsi. „Anatom. Anzeiger", 21. Bd., 1901.

Ein Übergang zwischen den Elementen des Endfadens, der, ursprünglich aus distinkten Zellen zusammengesetzt, in späteren Stadien als bindegewebiges Band Zellfusionen enthalten kann, und den Keimzellen findet niemals statt, so daß dieses Organ als ein selbständiges Gebilde von besonderem Ursprung (mittleres Keimblatt) zu betrachten ist.

Das Follikelepithel, welches in unteren Partien der Eiröhren als Hauptbestandteil der Eileiterwandungen mächtig entwickelt ist und sowohl zur Ernährung des Eies als zur Chorionbildung in hohem Grade beiträgt, kann in gewissen Gegenden bedeutend reduziert erscheinen (Dotterkammern beiderlei Sorten) oder beinahe vollständig fehlen (Endpartien der meisten Ovarien, insbesondere die Endkammern), wo die Epithelzellen als Wanderelemente auftreten), in welchem Falle die strukturlose Tunica propria als die einzige Abgrenzung des Organs gegen die Leibeshöhle gelten kann.

Der embryologische Ursprung des Follikelepithels ist ein doppelter. Der größte Teil diesbezüglicher Zellenmasse läßt sich von der oberen Partie der Eileiteranlage ableiten, die gegen das Keimlager zu wuchert und die Keimzellen umschließt. Eine verhältnismäßig unbedeutende Epithelzellengruppe scheint mit dem unteren Teile des Endfadens genetisch verbunden.

In diesem letzteren Falle sind die Follikelepithelzellen durch an der Spitze der Endkammer zu liegende und höchst wahrscheinlich amöboid bewegliche Zellen vertreten, die in entsprechendem Zeitpunkte einer regen, karyokinetischen Vermehrung unterliegen und durch Aneinanderlagerung das Epithel der Eikammern liefern.

In den ältesten Eikammern sind diese Follikelzellen zu amitotischer Teilung geneigt und können auch charakteristische, mit der Eiernährung zusammenhängende Einschlüsse enthalten, sowie fadenförmige Verbindungen mit dem Eiplasma bilden.

Die Ernährung der Eizellen bei den Orthopteren (mit Ausnahme von Forfikula) und bei Pulex irritans (v. „Über den Bau des Insektenovariums") findet entweder direkt, durch die Tunica propria hindurch, oder durch alleinige Vermittlung des Follikelepithels aus dem Blute statt (Panoistische Ovarien von Lubbock und Leuckart).

Alle übrigen Insektengruppen zeichnen sich dadurch aus, daß ihr Keimplasma in zweierlei Elemente: die eigentlichen Eizellen (Oocythen) und Nährzellen geschieden ist, wobei folgende Modalitäten wahrzunehmen sind:

a) Die Dotterzellen sind in einer Endkammer vereinigt und werden mittelst feiner, im Markraume derselben verlaufender plasmatischer Ausläufer mit ebensolchen plasmatischen Ausläufern (Dottergängen — Yelk-ducts — von Lubbock) der Eizellen verbunden, so daß ein Ernährungssystem entsteht, in welchem die einzelnen Dotterzellen mit den Eizellen direkt kommunizieren.

Die Ernährung der Eizellen auf diesem Wege dauert bis etwa zu demjenigen Stadium fort, in welchem die Eizellen von einer undurchdringlichen Chitinhaut bedeckt werden. Zur Zeit der Bildung des Mikrophylapparates sind aber diesbezügliche Dottergänge verschwunden.

Während der nutritiven Funktion dieser Nährzellen ist kein Zerfall (Cytolyse) derselben zu konstatieren und der helle Markraum im Innern der Endkammer der Hemipteren ist als ein Geflecht der feinen Dottergänge aufzufassen.

Die Kerne dieser in den Endkammern der Hemipteren enthaltenen Nährzellen unterliegen bei dieser Gruppe charakteristischen, amitotischen Kernteilungen, denen keine Zellteilung nachfolgt, so daß hierbei polynukleäre Zellen gebildet werden.

Hierher gehören die Ovarien aller Hemipteren inklusive Cicadinen und oviparen Aphiden (Wintereier), bei welch letzteren aber keine Kernteilungen in den Nährzellen vorgefunden werden.

b) Die ebenso in einer kolbenförmigen Endkammer befindlichen Zellen sind weniger ausgebildet und entbehren jener direkten Verbindungsstränge, so daß ihre nutritive Tätigkeit nur auf die jüngsten Stadien der Eizellen beschränkt bleibt.

Dieser Eiröhrentypus ist in zwei Unterabteilungen zu scheiden, deren eine sich durch frühzeitige Sonderung der Eizellen von den Nährzellen (nach Beispiel der Hemipteren) auszeichnet (Telephorus, Cantharis, Hydrophilus), wobei die Umwandlung der Dotterzellen in die Eizellen ausgeschlossen ist, wogegen bei der anderen die Sonderung nur allmählich vor sich geht, indem die sich aus indifferentem Zellmateriale herausdifferenzierenden Eizellen auf Kosten der umliegenden Endkammerzellen heranwachsen (Melolontha, Geotrupes, Oryctes etc.).

c) Die Dotterzellen sind zwischen einzelne Eizellen gruppenweise verteilt, so daß jede Eizelle eine fixe Zahl solcher Dotterzellen zugeteilt bekommt und mit denselben entweder in einer und derselben Follikularabteilung verbleibt (Diptera) oder aber die Dotterzellen in je einer besonderen Dotterkammer liegen (meroistische Ovarien: Hymenoptera, Diptera, Lepidoptera, Carabidae Dytiscidae.

II. Die Entstehung der Ei- und Dotterzellen ist auf diesbezügliche Herausbildung indifferenter Embryonalzellen zurückzuführen, welche ihrerseits schon in den allerersten Entwicklungs-, ja Furchungsstadien des Insektes abgesondert werden.

Bei den Ovarien mit einer nutritiven Endkammer ist eine noch in jungen Larvenstadien eintretende Scheidung zwischen Ei- und Dotterzellen wahrzunehmen, wobei die ersteren die Basis, die letzteren den Apikalteil der kolbenförmigen Endkammer einnehmen.

Bei den übrigen Ovarien, sowohl bei jenen, die keine Dotterzellen überhaupt besitzen, als auch bei jenen, deren ältere Eizellen mit sogenannten Dotterkammern alternieren (Musciden, Lepidoptera, Hymenoptera und die Käferfamilien Dytiscidae und Carabidae), verbleibt meistens das embryonale Keimzellenmaterial zeitlebens im Scheitelteil der Eiröhre enthalten.

Die Nährzellen sind als ursprüngliche Keimzellen oder deren direkte Derivate zu betrachten, die zum Zwecke der Ernährung einiger wenigen, für die Fortpflanzung auserlesenen Zellen (Eizellen) spezielle nutritive Anpassungen hervorkehren.

Das Follikelepithel hat, wie es auch aus embryologischen Untersuchungen hervorgeht, eine von den Ei- und Nährzellen abweichende Entwicklung und höchstwahrscheinlich auch einen gesonderten Ursprung, welcher dasselbe mit der Anlage des Eileiters einerseits, aber auch mit den Elementen des Endfadens genetisch aufs engste verbindet.

Eine Umwandlung der Follikelepithelzellen in Ei- resp. Nährzellen bei den Insekten ist ausgeschlossen, und diese hier zu betonende Tatsache steht in vollem Einklang mit jenen embryologischen Ergebnissen, welche das Ovarialepithel und die Ausführungsgänge aus einem der somatischen Keimblätter dieser Tiere ableiten, somit seine nähere Verwandtschaft mit den sich vor der Entstehung der Keimblätter absondernden Keimzellen bestreiten.

III. Das histologische Verhalten der in den Nährzellen enthaltenen Zellkerne ist im Laufe ihrer vitalen Tätigkeit demjenigen der meisten Drüsenzellkerne überaus ähnlich.

Es ist hierbei keine Spur von etwaigem Austreten von Chromatinpartikeln oder Zellsaft oder vom Zerreißen der Kernmembran zu finden, wodurch eine endogene Erzeugung von Kernen, Ei- Follikelepithelzellen oder sonstigen von verschiedenen Autoren beschriebenen Gebilden zustande kommen könnte.

Alle diesbezüglichen Bilder sind auf Quellungserscheinungen zurückzuführen, die in diesen zarten Organen bei Anwendung gewisser Reagentien allzu leicht entstehen.

Die Vermehrung der Keimzellen findet nur in frühesten Stadien, grundsätzlich nur vor der eventuellen Sonderung in Ei- und Nährzellen statt (Oogonien-Stadium). Während das Entstehen von Nährzellen aus Oogonien älterer Generationen nachweisbar ist, scheint dagegen eine Vermehrung der fertigen Oocyten ausgeschlossen zu sein.

Die Follikelepithelzellen vermehren sich lebhaft in der Larven- und Puppenperiode und sogar auch im Imagostadium, und das Heranwachsen des Follikelepithels ist einerseits auf diese karyokinetischen Zellvorgänge, andererseits auf mächtige Massenzunahme der solcherweise entstandenen Zellen selbst zu setzen. Die Tatsache, daß karyokinetische Kernteilungen nicht so oft vorzufinden sind, ist teilweise durch die Kleinheit diesbezüglicher Gebilde, teilweise durch wahrscheinlich ziemlich sprunghaftes Auftreten dieser Zellvermehrungsperioden zu erklären, wobei zu bemerken ist, daß die karyokinetische Kernteilung auf die jüngeren Partien der Eiröhren beschränkt ist.

Amitotische Kernteilungen finden in den Endkammerzellen (bei den Hemipteren und bei gewissen Coleopteren) und in den Follikelzellen auf späteren Lebensstadien statt und scheinen ebenso dem Zwecke der Flächenvergrößerung zu dienen, wie die vielfachen Ausbuchtungen und Verzweigungen, welche an den Kernen der Dotterzellen von Lepidopteren, Hymenopteren und Forficula oder der Spinndrüsenzellen zu beobachten sind.[1])

* * *

IV. Nach Analogien suchend, welche auf die hier behandelten Verhältnisse der Eiernährung ein Licht zu werfen in der Lage sein könnten, finden wir in der neuesten Literatur, insbesondere aber im ausgezeichneten Lehrbuche der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere von Korschelt und Heider eine ganze Reihe Tatsachen, die auf die vermittelnde Funktion der Dotterzellen bei der Eiernährung Bezug haben.

So erscheint bei den Pulmonaten die Eizelle von Follikel- und Nährzellen umgeben, welche teilweise ins Innere der Eizelle

[1]) Vgl. v. Wielowieyski: Über nutritive Verbindung der Eizellen mit Nährzellen und amitotische Kernprozesse. Jahresb. d. k. Akad. d. Wiss., Wien 1904.

eindringen und im Protoplasma derselben aufgelöst werden. Bei den Anneliden finden wir entweder eine einzige (Ophryotrocha) oder mehrere Nährzellen (Myzostoma, Tomopteris, Diopatra etc.), welche der Eizelle unmittelbar anliegen, wobei ihre Grenzen vollständig beibehalten werden.

Bei Bonellia ist ein der Eizelle anliegendes Nährfach (Zellenknopf Spengels) vorhanden. Ähnliches bei Thalassema und Piscicola.

Bei den Crustaceen, wie Daphnoiden, Apusiden, Phyllopoden, finden wir überall mehr oder weniger regelmäßig an die Eizellen gelagerte Dotterzellen, welche aber immer eine deutliche Abgrenzung von der Eizelle zeigen, wie es in der Regel mit den Dotterzellen der meroistischen Ovarien der Insekten in späteren Stadien der Fall ist.

Hingegen ist eine Verwachsung zwischen den Nährzellen und der Eizelle resp. Ausläufern derselben, wie wir es im nutritiven Apparate der Hemipteren konstatiert haben — eine seltene Ausnahme.

Analoge Ernährungsverhältnisse finden wir bei den gestielten, mit einer sogenannten Rhachis zusammenhängenden Eiern der Nematoden, dann den gestielten Eiern der Lamellibranchiaten (Cyclas Scrobicularia etc.), in welch beiden Fällen die sonst an die Dottergänge der Hemipteren erinnernden Eistiele eigentlich mehr mit der Außenwand des Ovariums und somit mit der ernährenden Leibeshöhle des Tieres als mit etwaigen dotterbereitenden Zellen zusammenhängen — was auch bei den Actinien (Sagartia nach Hertwig) der Fall sein dürfte.

Eine histologische und physiologische Analogie mit diesen Verhältnissen finden wir auch im Bereiche der Säugetiere in den Verbindungen, die zwischen jungen Ovarialeiern und ihren Follikelzellen bestehen.

So hat schon im Jahre 1882 W. Flemming[1]) auf Grund seiner Osmiumessigsäurepräparate in der Zona pellucida der Ovarialeier beim Kaninchen ein ganzes System feiner, radiär verlaufender Fäden gefunden, welche vom Protoplasma der Eizelle ausgehend, in die anliegenden Follikelzellen einmünden.

Diese Entdeckung wurde später von Retzius[2]) vollinhaltlich bestätigt und vervollständigt, worauf sie von prinzipieller

---

[1]) W. Flemming, Zellensubstanz, Kern- und Zellteilung. Leipzig 1882.

[2]) Retzius, Vortrag in der anatomischen Gesellschaft. Berlin am 10. Oktober 1889 (Anat. Anzeiger).

Seite in dem höchst anregenden Handbuche der Zell- und Gewebslehre von OSKAR HERTWIG[1]) hervorgehoben wurde.

Was immer für einen Charakter diese intime Verbindung der Eizelle mit anderen, als Gewebszellen charakterisierten Elementen des tierischen Körpers trägt — immerhin ist zu bemerken, daß hier im ersteren Falle eine Verbindung zwischen sehr nahe verwandten, ihrem gemeinsamen Ursprung nach als Keimzellen zu geltenden Elementen vorliegt — im zweiten Falle aber, (wenn es erwiesen sein sollte, daß das Follikelepithel mesodermalen Ursprungs sei), eine sekundäre Verschmelzung zwischen propagatorischen und somatischen Elementen in die Erscheinung träte.

Im ersten Falle würde die frühzeitig eintretende Sonderung beiderlei Hauptkategorien der Zellelemente des Tierkörpers als persistent, im zweiten als zeitweise aufgehoben gelten.

Olejowa bei Horodenka in Galizien. Dezember 1904.

Tafelerklärung.

(Die Fig. 2, 3, 6, 10, 11, 32 u. 34 sind vom Verfasser bei der Korrektur eliminiert worden.)

Fig. 1. *Pyrrhocoris apterus.* Der Endkolben der Eiröhre. Die Endkammer und das darunter liegende eigentliche Ovarium (Keimlager), Oocythen (Eizellen) enthaltend. Larvenstadium. Längsschnitt. Nährzellen von den Eizellen einerseits und von den Follikelepithelzellen leicht unterscheidbar, mit deutlichen Umrissen. Die Dottergänge nach oben zerfasert und in die Endkammerzellen eintretend. ZEISS D. 2. Sublimat. Alkohol. Färbung am Objektträger mit Pikrokarmin-Methylgrün. Kanadabalsam.

Fig. 4. Teil eines medianen Längsschnittes der Endkammer bei stärkerer Vergrößerung (F. 2). Junge Eizellen, mit feinen Dottergängen versehen. Dotterzellen mit faserigen Ausläufern verbunden. Follikelepithelzellen zwischen junge Eier eingedrungen.

Fig. 5. Der untere Teil der Endkammer derselben Eiröhre in lateralem Längsschnitte. Dotterzellen groß, deutlich begrenzt, mit großem, gleichmäßig granuliertem Chromatinfaden ohne Kernkörperchen. Die allerjüngsten Eianlagen kleiner, mit verhältnismäßig viel kleineren Kernen, deren Inhalt noch teilweise mit Methylgrün tingierbar ist, wogegen in den älteren Kernen (Keimbläschen) sehr schwache Methylgrünreaktion eintritt. Dieselbe Behandlung. Vergr. 550 (ZEISS F. 2).

Die vorangehenden Zeichnungen sind aus der im Jahre 1885 erschienenen polnischen Arbeit des Verfassers entnommen. (Über den Bau des Insektenovariums, am 20. Mai 1885 der Krakauer Akademie der Wissenschaften vorgelegt.)

Fig. 7. *Notonecta glauca.* Längsschnitt durch den Scheitel der Endkammer einer erwachsenen Larve. Essigsäure Alkohol. Vergr. 235.

Fig. 8. *Notonecta glauca.* Mazerationspräparat aus der Endkammer einer erwachsenen Imago. Links unten junge Eizellen, auf ihren Dottergängen hängend, und

---

[1]) O. HERTWIG, Die Zelle und die Gewebe. Jena 1898, 2. Bd.

abgerissene Dottergänge älterer Eizellen, die 3—4fach länger sind als die hier sichtbaren Stümpfe. Die Dottergänge nach oben zu mehr aneinandergepreßt und zusammengeklebt, zuletzt pinselförmig zerfasert mit aus dem Geflecht herausragenden Endverzweigungen, an denen einzelne Nährzellen hängen. (Zeiss F. 2. (Vergr. 550.)

Fig. 9. *Notonecta glauca.* Dottergänge im Verlaufe der Eiröhre auf einzelnen Eieroberflächen gesehen. Die drei obersten Eier mit ihren eigenen Dottergängen. Nach Zeiss D. verkleinert. *F* = Follikelepithel.

Fig. 12. Stück miteinander verflochtener Verästelungen der Dottergänge dortselbst. Vergr. 550.

Fig. 13. Feinste Verzweigung eines Dotterganges mit daran haftenden Nährzellen aus der Scheitelpartie der Endkammer. Mazeriert, abgepinselt. Karmin-Methylgrün-Glyzerin. Vergr. 235.

Fig. 14. Verschiedene, aus mazerierten Endkammern entnommene Nährzellen. Zellkerne groß, chromatinreich, mit großen Kernkörperchen. Vergr. 550.

Fig. 15. Frisch in Kochsalzlösung zerzupfte Nährzellen aus der Endkammer desselben Tieres nach Gerinnung des Chromatins. Kerne kolossal, am Leben wasserhell mit nur sichtbaren Nukleolen, nach der Gerinnung tritt der Chromatinfaden auf. Vergr. 550.

Fig. 16. Kleine Nährzellen aus der Endkammerspitze einer jüngeren Imago. Daneben größere mit Ausläufern versehene Nährzellen zur Vergleichung der Dimensionen. Vergr. 235.

Fig. 17. Jüngste Eizellen zur Vergleichung mit den Nährzellen. Vergr. 550.

Fig. 18. *Hydrometra lacustris.* Mazerationspräparat aus der Endkammer einer Imago. Vergr. 550.

Fig. 19. *Syromastes marginatus.* Mazerationspräparat aus der Endkammer der Imago. Faserige Markschichte. Vielkernige Nährzellen. Vergr. 100.

Fig. 19. *A.* Vielkernige Dotterzellen stärker vergrößert. D. 2.

Fig. 20. *Pentatoma rufipes.* Vielkernige Nährzellen aus der Endkammer der Imago. Zellgrenzen hie und da sichtbar. Vergr. 550.

Fig. 21. Größere Nährzellen aus derselben Endkammer. Zellgrenzen zwischen einzelnen Kernen nicht vorhanden. Vergr. 550.

Fig. 22. Drei Follikelepithelzellen an der Grenze des Keimlagers derselben Endkammer. Zellkerne noch in der Längsachse angeordnet. Pseudopodienartige Endigungen gegen das Innere der Eiröhre. Vergr. 550.

Fig. 23. *Aphis platanoides.* Mazerationspräparat der Endkammer eines Weibchens im Oktober. Die letzte Eizelle mit ihrem Dottergange, der sich in der Endkammer zwischen den Nährzellen verzweigt und mit denselben verbindet. Essigsäure. Alkohol. Glyzerin. Methylgrün. Nach D. 2 verkleinert.

Fig. 24. *Strachia oleracea.* Medianer Längsschnitt durch eine junge Ovarialanlage einer Larve. I Endkammeranlage (Dotterzellen und Eizellen nicht unterscheidbar), deutlich begrenzt. II Follikelepithel, auf der ganzen Endkammer deutlich sichtbar, in die Eileiteranlage übergehend. Endfaden scharf getrennt *(F. t.)*. Eine Hülle (III) mit polsterartigen Verdickungen. Außerdem noch zweizellige Hüllen (IV und V). Vergr. 550. Sublimat. Essigsäure. Alkohol. Pikrokarmin. Kanadabalsam.

Fig. 25. *Notonecta glauca.* Ovarialanlage aus einer beinahe erwachsenen Larve im August. Opt. Längsschnitt nach einem gehärteten und in Glyzerin aufgehellten Objekte. *a* = Endkammeranlage (Keimlager und Nährkammer zugleich), *b* = Endfaden, an seiner Spitze in einem gemeinsamen bindegewebigen Endfaden *(c)*

mit seinen Nachbarfäden verbunden; *d* = zellige Umhüllungshaut; *e* = innere zellige Umhüllungshaut; *f* = Anlage der eigentlichen Ovarialröhre (Ovidukt) mit seinen Follikelepithelzellen, die bei *g* die Endkammer kelchartig von unten umfassen. Vergr. 235.

Fig. 26. Medianer Längsschnitt durch eine etwas ältere Ovarialanlage einer ebensolchen Larve. — *F. t.* = Endfaden, nur im Stumpf gezeichnet; *T c* = Nährzellen; *D v* = Markschicht, aus feinem Fasergeflecht bestehend; *o v* = Keimlager mit jungen Eizellen; *Ep* = Follikelepithel, das Keimlager von unten umfassend und in die eigentliche Eiröhre — *ovd* — übergehend. Essigsäure. Alkohol. Eosin. Methylgrün. Glyzerin. Zeiss D. 2.

Fig. 26. *A.* Junge Nährzellen aus demselben isoliert.

Fig. 26. *B.* Junge Eizellen aus dem Keimlager der Imago von Notonecta. *Ov* = Eizellen. *Tc* = eine Nährzelle. *Ep* = Epithelzellen. Mazeration. Essigsäure. Methylgrün. Zeiss. D. 2. Vergr. 235.

Fig. 27. Ein Teil desselben Schnittes wie Fig. 26, stärker vergrößert. — *Tc* = Nährzellen. *o v* = Keimzellen mit ihren ins Keimbläschenstadium eintretenden Kernen. Vergr. Zeiss F. 2.

Fig. 28. Oberster Teil eines medianen Längsschnittes durch die Endkammer einer Puppe von *Melolontha vulgaris.* — *F. t.* = Endfaden aus hellen blasigen Zellen gebildet. — *Tc* = Endkammerzellen. Alkohol. Karmin. Kanadabalsam. Zeiss D. 2.

Fig. 29. Unterster Teil desselben Längsschnittes. Zwischen beiden auf dieser und auf vorhergehender Figur abgebildeten Stücken liegt ein etwa zweimal so langes Mittelstück, welches weggelassen wurde. — *T c* = Endkammerzellen, nicht in Nährzellen und Eizellen differenziert und ein gleichartiges Embryonallager darstellend; *F. ep.* = Anlage des Follikelepithels des Oviduktes. Alkohol. Karmin. Kanadabalsam. Zeiss. D. 2.

Fig. 30. Ein Teil der Eiröhre von *Coccinella septempunctata.* — *a* = junges Ei; *b* = leerer Gang, der zur nächst unteren Eikammer führt; *c* = Follikelepithel, hier noch mehrschichtig; *d* = Keimlager mit jungen Eizellen (Keimzellen); *e* = Follikelepithel, welches auf dem heranreifenden Ei einschichtig wird; *T c* = Endkammer mit großkernigen Nährzellen. Essigsäure. Alkohol. Methylgrün. Glyzerin. D. 2.

Fig. 31. Endkammer- und Eizellen von *Coccinella,* stärker vergr.

Fig. 33. Ein Stück des Follikelepithels von Dytiscus aus einer älteren Eikammer, im Längsschnitt. Unter dem Epithel sieht man die Konturen des Eies, welches schon eine deutliche Membran besitzt. Follikelepithelzellen einschichtig, lang ausgezogen, mit je einem Zellkern, der an der äußeren Seite der Zellen liegt. Die innere (der Eizelle zugekehrte) Seite ist mit einem oder mehreren lichtbrechenden Körpern *(a)* erfüllt.

Fig. 35. Endkammer des Ovariums von *Dytiscus marginalis.* Deutliche Sonderung zwischen Endfaden, Follikelzellen und Oogonien. Nährzellen noch nicht gebildet. Längsschnitt. Essigsäure. Alkohol. Methylgrün. Glyzerin. Zeiss F. 2.

Fig. 36. Dotterzelle von Dytiscus (oberhalb der ältesten Eikammer) in Auflösung (Cytolyse) begriffen. Konzentrische Abschälung einzelner Protoplasmaschichten. Zusammenfließen derselben in einzelne Plasmaballen. Zusammenfließen der Chromatinteile. Zeiss. D. 2 (verkl.).

Fig. 36 *a*. Chromatinpartikel *(m)* aus einem solchen Dotterzellkern, in einen Tropfen zusammengeflossen und mit einem Protoplasmarest umgeben. Chromatintropfen mit Methylgrün intensiv gefärbt.

Fig. 36 *b*. Protoplasmaklümpchen ohne Chromatineinschluß.

Fig. 36*c*. Protoplasmaklümpchen, durch Umwandlung des vorhergehenden Stadiums teilweise glashell durchsichtig geworden, mit noch feingranuliertem Zentrum, ohne Chromatineinschluß.

Fig. 36*d*. Glashelle Protoplasmaklümpchen ohne Chromatineinschluß. Zeiss D. 2.

Fig. 37 (Taf. II). Längsschnitt durch eine Ovarialanlage einer sehr jungen Larve von *Pyrrhocoris apterus*. Endfaden in seiner unteren Partie aus distinkten, quer liegenden Zellen, streng von der embryonalen Endkammer geschieden, welche noch aus undifferenziertem Keimzellenparenchym (Ei- und Dotterzellen) besteht. Anlage des Follikelepithels *(F. ep.)* von der Endkammeranlage deutlich gesondert. Zeiss D. 2.

Fig. 38. Endkammer einer Larve von Ephemera. Endfaden aus großen, in unterster Partie quergestellten Zellen. An der Grenze derselben eine Anhäufung von Epithelzellen. Lebend. Zeiss D. 2.

Fig. 39. Eiröhre von *Locusta viridissima*. Junges Stadium. Endkammer mit jungen Oocyten. Darunter liegende Eizellen mit Körnchenmassen in der Umgegend ihrer Keimbläschen. Lebend. Zeiss D. 2.

Fig. 40. Längsschnitt durch die Endkammer eines erwachsenen (Herbst-) Exemplares von *Geotrupes stercorarius*. *E* = Endkammerzellen, deren unterste, durch ihre etwas größeren Dimensionen von den oberen abstechend, die jungen Eizellen darstellen; *F. ep.* = Anlage des Follikelepithels in eine Verjüngung *(od)* übergehend, welche zur nächsten, von einer großen Eizelle ausgefüllten Eikammer führt. Zeiss D. 2.

Fig. 41. Ein Teil desselben Längsschnittes, stärker vergrößert. — *Ov* = junge Eizellen; *E* = direkt angrenzende, nur durch geringere Größe zu unterscheidende Endkammerzellen, deren einige zweikernig sind. F. 2. Vergr. 550.

Fig. 41*a*. Vielkernige Zellen aus der Endkammer von *Geotrupes*, durch Mazeration isoliert. D. 2. Vergr. 235.

Fig. 42. Endkammerzellen aus der Imago von *Tenebrio Molitor*. Die Zellen durch Plasmabrücken reihenförmig verbunden. D. 2. Mazeration. Essigsäure.

Zur Kenntnis des Axialorgans und der ventralen Bluträume der Asteriden.

Von

Viktor Pietschmann.

(Mit 2 Tafeln und 5 Textfiguren.)

Im Herbst des Jahres 1903 machte mich Herr Dr. K. C. Schneider auf einige noch unerledigte Fragen in der Histologie der Echinodermen aufmerksam; insbesondere wies er auf das Blutgefäßsystem der Asteriden hin, dessen Kenntnis noch manches zu wünschen übrig lasse.

Seinem Rate folgend habe ich versucht, genaueres über dieses ebenso interessante wie komplizierte Organsystem in Erfahrung zu bringen. Ein Arbeitsplatz im II. zoologischen Universitäts-Institute ermöglichte mir dies. Zu großem Dank bin ich Herrn Dr. Schneider verpflichtet, der mich nicht nur, wie schon erwähnt, auf dieses Thema aufmerksam machte, sondern mir auch während meiner Arbeiten mit seiner reichen Erfahrung gerade in histologischen Fragen jederzeit zur Seite gestanden ist. Auch Herrn Assistenten Dr. Joseph verdanke ich manchen Rat und manche Hilfe. Das Material wurde mir aus der k. k. zoologischen Station in Triest und aus der biologischen Versuchsanstalt in Wien zur Verfügung gestellt, wofür ich den Leitern dieser beiden Anstalten, Herrn Professor Cori einerseits, Herrn Dr. Przibram andrerseits verpflichtet bin.

Im folgenden mögen die Ergebnisse meiner Untersuchungen, die sich insbesondere auf das Studium des Axialorgans und der ventralen Bluträume erstreckten, niedergelegt sein.

Historisches.

Es ist natürlich, daß von den uns interessierenden Teilen das sogenannte „Axialorgan“, schon wegen seiner verhältnismäßig be-

deutenden Größe und auffallenden Lage, zuerst Bemerkung fand. So hat schon im Jahre 1733 KADE (19)*) in einer „Anatomie des fünfstrahligen Seesterns“, die im Anhange an LINCKS: De stellis marinis wiedergegeben ist, dieses Organs Erwähnung getan. Dann finden wir bis 1809 keine Angaben mehr über dasselbe; in diesem Jahre macht SPIX (35) wieder darauf aufmerksam. Ihm folgt dann KONRAD (20) 1814 mit einer ganz kurzen Beschreibung der äußeren Gestalt und der Vermutung, es sei eine Drüse. Erst TIEDEMANN (37) gibt eine genauere Schilderung des Gebildes, auf Grund deren er ihm die Bedeutung eines Herzens zuweist. Schon bei ihm aber finden wir jene verhängnisvolle Unklarheit, die das ganze spätere Studium so vielfach erschwert hat, daß zwischen dem Hohlraum, in dem das Organ liegt, seinem „Perihämalraum“ und diesem selbst nicht scharf geschieden wird: bald spricht er von „Herz“, bald von „herzähnlichem Kanal“. Bei ihm finden wir auch die erste Beschreibung des oralen Ringkanals, den er schon als zum Blutgefäßsystem gehörig deutete; auch seine Verbindung mit dem Axialorgan hat er gesehen. Eine kurze Beschreibung des letzteren, die sich so ziemlich mit der seinen in Einklang bringen läßt. gibt dann DELLE CHIAJE (4) 1837 in seinem großen Sammelwerke, und auch SIEBOLD (34), VOLKMANN (39) und J. MÜLLER (25, 26) tun des Organs als eines Herzens Erwähnung. Der letztere beschäftigt sich auch wieder mit dem oralen Ringkanal und beschreibt seine Fortsetzung in die Arme; seine Darstellung ist allerdings etwas unklar.

Dann ruhte längere Zeit das Studium unseres Gegenstandes, bis im Jahre 1867 JOURDAIN sich für die drüsige Natur des Axialorgans, das durch Muskelbänder festgehalten sei, aussprach und zugleich das Vorhandensein von oralen oder radialen Gefäßen in Abrede stellte, eine Ansicht, der sich GREEFF in seiner 1. Mitteilung (12) 1871 anschloß; aber noch in demselben Jahre wurden in seiner 2. Mitteilung (13) diese, sowie die Fortsetzung der radialen Bluträume in die Füßchen beschrieben. Auch das Axialorgan studierte er. Irregeleitet durch die unklare Ausdrucksweise TIEDEMANNS, dessen als Herz bezeichnetes Organ er mit dem Axialsinus identifizierte, beschrieb er es als „kiemenartiges Organ“, um schließlich die Meinung auszusprechen, daß es vielleicht auch eine andere Funktion haben könne; endlich stellte er seine Verbindung mit dem oralen und aboralen Blutlakunenring fest. Ein Jahr später findet er, in der 3. Mitteilung (14),

*) Die Ziffern beziehen sich auf das Literaturverzeichnis.

auch Gefäßgeflechte in der ganzen Haut des Tieres, die mit den oralen und radialen Blutgefäßen zusammenhängen sollen. Abbildungen sind keiner der drei Abhandlungen beigegeben. In demselben Jahre veröffentlicht auch C. K. HOFFMANN (16) eine Arbeit über Asteriden, in der er seiner Ansicht über das Axialorgan als drüsigen Körper Ausdruck gibt und die Angaben TIEDEMANNS über das orale Ringgefäß bestätigt.

Die nächsten Arbeiten sind die von TEUSCHER (36) und LANGE (22), beide 1876 erschienen. Ersterer stellt bezüglich des Axialorgans die Behauptung auf, daß es beim erwachsenen Tiere keine Hohlräume habe und wohl nur in der Jugend funktioniere; den oralen Lakunenring im Septum beschreibt er als einen Muskel. Schließlich beschäftigt er sich mit dem Verlauf des Radialseptums in der Ambulakralrinne. Auch LANGES Arbeit hat hauptsächlich dieses Thema zum Gegenstande.

In vieler Beziehung aufklärend wirkte dann die exakte Arbeit LUDWIGS (23) 1878, in der manche Irrtümer beseitigt wurden. Ein Verdienst dieser Arbeit ist es namentlich, daß sie die Unklarheit bezüglich der oralen und radialen Bluträume, als welche früher meist die von ihm „Perihämalkanäle“ genannten Räume angesehen wurden, beseitigte. Auch bezüglich des Axialorgans gibt er nähere und bestimmtere Angaben als die früheren Forscher.

Auf seine Ansichten sowie auf die Angaben der späteren, wichtigen Arbeiten soll dann im speziellen Teil gelegentlich noch eingegangen werden. — Nur kurz sollen hier noch die folgenden übrigen Arbeiten über unser Gebiet erwähnt werden. Da ist zunächst eine Arbeit JOURDAINS (18) 1882, in der er die Behauptung aufstellt, aborales und orales Ringgefäß seien bloß die Ausführungsgänge der Genitalorgane, das Axialorgan aber eine Anhangsdrüse zu dem „aboralen Pentagon“. Die Austrittsöffnungen selbst hat er am oralen Ring gesehen. Weiter auf dieses Werk, dem ebenfalls Abbildungen fehlen, einzugehen, ist wohl nicht notwendig. Noch in demselben Jahre weisen PERRIER und POIRIER (27) diese Angaben zurück, erklären das Axialorgan abermals als eine Drüse und bestreiten das Vorhandensein der radialen Blutgefäße. CARPENTER dagegen neigt sich in seinen in demselben (1) und dem nächsten Jahre (2) erschienenen Arbeiten wieder der Ansicht zu, daß das Axialorgan dem Blutgefäßsystem zuzurechnen sei. — Im Jahre 1885 erscheint dann eine ausführliche Arbeit HAMANNS (15) über die Asteriden, in der er das Axialorgan als exkretorische Drüse auffaßt und histologische Beschreibungen desselben und der

übrigen Blutlakunen gibt. Manche seiner Befunde sind, wohl zum Teil deswegen, weil sie meist an jungen Tieren gemacht wurden, ungenau und unrichtig. 1886 erklärt PERRIER (29) das Axialorgan für eine bloße Verlängerung der peritonealen Membran des Darmes. Es ist nach seiner Ansicht kein Herz, sondern die Bildungsstätte von Elementen, von welchen einige, frei werdend, die Körperchen der Leibeshöhle bilden; in einer zweiten Arbeit (30) im nächsten Jahre bekräftigt er diese Angabe. Auch CUÉNOT (5, 6) schließt sich ihm in letzterem Punkte an, auch beschreibt er Bau und Geschichte der Lymphkörperchen näher. Seine vorhergehenden kleineren Arbeiten schließt er 1888 mit seiner großen Arbeit über die Asteriden (7) ab. Im selben Jahre erscheint auch das Lehrbuch von VOGT und YUNG (38), das sich ebenfalls ziemlich ausführlich mit unserem Gegenstande beschäftigt. Die letzten Arbeiten auf unserem Gebiet, die hier nur aufgezählt werden sollen, sind endlich CUÉNOTS zusammenfassende Arbeit über die Echinodermen (8), PERRIERS Bericht über die Stelleriden der wissenschaftlichen Expedition nach dem Kap Horn (31), DURHAMS exakte Arbeit über die wandernden Zellen der Echinodermen (11), bei der leider die Abbildungen viel zu wünschen übrig lassen, alle drei 1891 erschienen, CHADWICKS Untersuchungen über das Blut- und Wassergefäßsystem der Asteriden (3), 1893 und 1896, ferner LANGS Lehrbuch (21) 1894, RAY LANKESTERS Treatise (32) 1900 und schließlich CUÉNOTS physiologische Studien an Asteriden (10) 1901.

Technik.

Die Untersuchungen machte ich hauptsächlich an *Astropecten aurantiacus* und *Astrop. pentacanthus*, daneben wurden zum Vergleiche auch Schnitte, hauptsächlich durch die Arme, von *Palmipes membranaceus* und *Asterias glacialis* untersucht. Was zunächst die Fixierung der Objekte anbelangt, so leistete mir insbesondere Sublimat gute Dienste; ich injizierte es an dem Ende eines oder zweier gegenüberliegender Arme immer so lange, bis die Füßchen sich streckten und ließ dann das Tier durch ungefähr 24 Stunden in der Flüssigkeit. Auch ein Gemisch von Sublimat und 96%igem Alkohol (5:95) bewährte sich. Zu vermeiden sind dagegen meiner Ansicht nach solche Flüssigkeiten, die zugleich entkalkend wirken, da die bei der Entkalkung auftretenden Gasblasen auf das noch nicht oder erst teilweise fixierte Gewebe begreiflicherweise schädigend einwirken.

Wichtig war es natürlich auch, eine gute Entkalkungsmethode zur Anwendung zu bringen, die sicher, und ohne die histologischen Details zu zerstören, den Kalk auflöste. Und da hat mir vor allem die Methode, die ROUSSEAU angegeben hat (Zeitschrift für wissenschaftliche Mikroskopie, 14. Bd., 1897, pag. 207), die trefflichsten Ergebnisse geliefert. Die Objekte, deren Seitenlänge nicht über 2 *cm* betragen soll, ließ ich durch ungefähr 2 Wochen in dünnem, 1 Woche in mittlerem und 1/2 bis 1 Woche in ganz dickem Celloidin, einzelne im Wärmekasten bei 38° C, einzelne bei gewöhnlicher Temperatur. Nach dieser Zeit wurden sie in Celloidin eingebettet, in Chloroformdämpfen gehärtet und erst dann in einem Gemisch von 25—35 Teilen konzentrierter Salpetersäure und 100 Teilen 85%igen Alkohol, dem einige Tropfen Platinchlorid zugesetzt wurden, je nach der Größe der Stücke in 1—3 Tagen entkalkt; dabei wurden die Flüssigkeiten öfter gewechselt und zum Schluß schwächere Lösungen genommen. Nach der Entkalkung kamen die Stücke in 85%igen Alkohol, dem so lange geschabte Kreide zugesetzt wurde, bis sich keine Gasblasen mehr bildeten. Ich führte die Objekte dann immer in Paraffin über. — Manche gute Erfolge gab übrigens bei kleineren Objekten auch 5%ige schweflige Säure (5—10 Tage).

Zum Färben der Schnitte verwendete ich nebst VAN GIESON auch die Dreifach-Färbung mit DELAFIELDS Hämatoxylin, Säure-Fuchsin und Orange G. Sehr schöne Bilder ergab die Eisenhämatoxylinmethode. Ich änderte die angegebene Methode ein wenig ab, indem ich die Schnitte statt 6—12 Stunden 24—36 Stunden in Eisenalaun ließ, dann auf 18—24 Stunden in HEIDENHAINS Hämatoxylin brachte und stark in Eisenalaun differenzierte, bis das Bindegewebe entfärbt war. Die Muskeln waren dann tiefblauschwarz und hoben sich von dem durch den Eisenalaun braun gebeizten Bindegewebe scharf ab. Als Nachfärbung dazu verwendete ich oft mit gutem Erfolge eine schwache Lösung von Säurefuchsin oder Karmin.

Das Axialorgan.

Rechts vom Steinkanal, von der Dorsalseite aus betrachtet, liegt, diesen ungefähr in einem 2/3 Kreise umgebend und ihn seiner ganzen Länge nach begleitend, ein weiches, bei Astropecten bräunliches, gelapptes Organ, eingeschlossen in die Höhlung des sogenannten schlauchförmigen Kanals, von dessen Wandung, dem Interbrachialseptum, es zugleich mit dem Steinkanal umgeben wird.

Von KADE entdeckt, hat sein Studium seither viele Forscher beschäftigt. Je nach der Ansicht, die man sich über seine Funktion oder entsprechend seiner Lage im Tiere bildete, wurden ihm die verschiedensten Namen gegeben. Die nachfolgende Tabelle enthält eine Zusammenstellung derselben und der wichtigsten Bezeichnungen des schlauchförmigen Kanals mit den Namen der Autoren, die sie gebrauchten:

CUÉNOT, LANG, PERRIER .	Axialorgan.	Axialsinus.
CHADWICK	Zentrales Gewebe.	
CUÉNOT	rein lymphoide	Sinus glandulaire.
GREEFF	Kiemenähnliches Organ.	Häutige, sackartige Erweiterung.
HAMANN	Chromatogenorgan.	Schlauchförmiger Kanal.
HOFFMANN		Schlauchförmiger Kanal.
JOURDAIN	Corps pyriforme.	Sac fusiforme.
LUDWIG	Septalorgan, Zentralplexus, Herz.	
PERRIER	Corps plastidogène, Collateralorgan, glande ovoide.	Sackförmiger Kanal (Herz).
TIEDEMANN	Herz, herzähnlicher Kanal.	Höhle des sichelförmigen Bandes.
VOGT und YUNG	Dorsalorgan.	Schlauchförmiger Kanal.

Diese Namen dürften genügen, um zu kennzeichnen, was für verschiedene Auffassungen das Organ erfahren hat.

Wir wollen uns nun zunächst mit der genauen Lagebestimmung desselben und seiner einzelnen Teile befassen.

An der der Hauptachse des Tieres zugewendeten Wand des Interbrachialseptums durch ein Aufhängeband der ganzen Länge nach befestigt (Taf. II, Fig. 1, *a b*), zieht sich der Hauptteil desselben um den Steinkanal mehr als halbkreisförmig herum. Dort, wo der Steinkanal den Achsensinus verläßt, biegt sich der ganze Axialsinus randwärts, um schließlich auf der Ventralseite unterhalb des Wassergefäßes zu verlaufen. An der aboralen Seite nun geht an dem dem Zentrum zugewendeten Teile von der Hauptmasse des Axialorgans, die sich distal zipfelförmig fast bis an die Rückenwand des Tieres erstreckt, ohne sich jedoch an dieser zu

befestigen, ungefähr in gleicher Höhe mit dem Ende der Anheftung ein Fortsatz hinauf gegen die sogenannte Ampulle des Steinkanals (Taf. II, Fig. 1, *am*), eine kleine, neben diesem liegende Höhle, die einen Nebenraum des Axialsinus darstellt. Diese Höhle durchzieht der Fortsatz in querer Richtung und heftet sich an der zentralen, oberen Ecke derselben in ziemlich breiter Verbindung, nicht, wie HAMANN angibt, durch ein Mesenterium an. CUÉNOT (7) hat die Funktion dieses Teiles, der in seinen Hohlräumen auch Amöbocyten enthält, als für ihn unverständlich bezeichnet, da ja die Ampulle sonst rings geschlossen sei. Ich denke, seine Funktion ist am natürlichsten geklärt, wenn man ihn als das Endstück des Organs, das eben ganz so gebaut ist wie dieses selbst, erklärt, ein Endstück, welches die dorsale Anheftung zu besorgen hat. Übrigens ist ja auch die Ampulle nicht ganz so fest verschlossen, wie CUÉNOT angibt, denn die Kalkscheidewand ist dort, wo der Fortsatz eintritt, breit unterbrochen, und nur die Wandung des Axialorgans schließt sie vom übrigen Axensinus ab. Diese Fortsetzung ist ebenso wie der Hauptteil des Organs gelappt. Unter derselben liegt, durch eine schmälere bandartige Partie mit ihr verbunden, eine seitliche Ausbuchtung des Axialorgans nach rechts hin, die bis an die zentrale Wandung des Interbrachialseptums geht und sich dort festheftet; dorsalwärts ist sie mit einem kleinen, seiner äußeren Form nach ellipsoidischen Anhang verbunden (Taf. II, Fig. 1, *e a*). Ein schmaler Fortsatz des Axialorgans dringt auch durch das Septum hindurch. Es ist jener Teil, den CUÉNOT (5) als glande lymphatique de la cavité générale bezeichnet, eine Fortsetzung, von welcher nach HAMANN die Gefäße, die zum Magendarm führen, entspringen. Unterhalb des Durchtrittes dieses Teiles fand ich in der Körperhöhle vielfach eine Anhäufung von Amöbocyten, dem Septum nahe angelagert, die aus einer kleinen Öffnung desselben ausgetreten waren.

Wenden wir uns nun der oralen Seite des Organs zu, so sehen wir unmittelbar in den Hauptteil übergehend, rechts und distalwärts vom Steinkanal, an dessen Umbiegungsstelle ihm dicht anliegend, einen Teil (Taf. II, Fig. 1, *e t*), der sich von dem übrigen Organ dadurch unterscheidet, daß er mit Zellen erfüllt ist, die mit stark lichtbrechenden, gelblichen Körnern beladen sind. Rechts von diesem Teile zieht sich das Ende des Axialorgans, sich immer mehr verschmälernd und schließlich röhrenförmig werdend, unterhalb des Wassergefäßes hinab zur Höhlung des oralen Nervenringes und vereinigt sich dort innerhalb des Septums mit der oralen Blutlakune (Taf. II, Fig. 1, *r l*), die an dieser Stelle sich ihm entgegen in

die Höhe zieht, während der Axialsinus seinerseits in den inneren oralen Perihämalkanal (Taf. II, Fig. 1, *iP*) einmündet. Eine Verbindung mit dem äußeren Perihämalkanal ist nicht vorhanden. Bei Asterias findet sich nach CHADWICK (3) ein gleiches Verhalten.

Diese Verbindung des Axialorgans mit dem oralen Blutring, die schon GREEFF (13) vermutet und LUDWIG (23) bestätigt hatte, wurde von CUÉNOT in seinen früheren Arbeiten bestritten und nur für Asterias zugegeben. Erst in seiner letzten Arbeit (10) bestätigt er ebenfalls eine solche Verbindung bei den anderen Formen.

Wenden wir uns nun zur Betrachtung des feineren Baues des Organs. Wir wollen zunächst das Aufhängeband ins Auge fassen. Das ganze Axialorgan ist, wie schon RUSSO (33) gezeigt hat, als eine lokale Wucherung der Auskleidung des Axialsinus entstanden und das bestätigt auch der Bau dieses Verbindungsstranges. Das flache Epithel, welches das Interbrachialseptum bekleidet, geht auf ihn unmittelbar über, ferner besteht die Achse desselben aus Bindegewebe, das sich auch in das eigentliche Organ selbst hineinerstreckt. Zu beiden Seiten desselben finden wir einzelne feine Muskelfibrillen.

Am Organ selbst haben wir drei Teile zu unterscheiden, die sich durch verschiedene Beschaffenheit der sie zusammensetzenden Gewebe auszeichnen. Deutlich fällt sofort der Unterschied zwischen dem mittleren, größten Teile des Organs und dem unteren, auf der Übersichtszeichnung Taf. II, Fig. 1, mit *et* bezeichneten Teile auf. Aber auch zwischen dem rechtsseitigen oberen Fortsatz (dieselbe Figur, *sf*) und dem Hauptteile bestehen Unterschiede.

Was zunächst diesen letzteren anbelangt, so setzt er sich aus den Wandungen zahlreicher Hohlräume zusammen, die in kompliziertester Weise netz- oder bienenwabenartig ineinandergreifen. Die Größe und Gestalt dieser Hohlräume ist nicht gleich. Meist wechselt eine Anzahl von kleineren, rundlich begrenzten mit Partien, die fast schlauchförmig gestreckte Räume enthalten. Wohl nur auf diese kann die Beschreibung CHADWICKS (3) passen, der sie „anastomosierende, röhrige Stränge nennt, deren Wände im Querschnitt als äußerst dünne Membranen erscheinen". Solche meist große Räume finden sich insbesondere am Rande. — Was den Bau der Wandungen betrifft, so bestehen sie aus einer bindegewebigen Membran (Taf. I, Fig. 3, 4, *bg*), deren feine Fasern eine dünne Lage zusammensetzen und aus dieser außen aufliegenden Zellen. Wie DURHAM (11) schon ganz richtig bemerkt hat, ist die Zahl und Verteilung letzterer auf der Oberfläche sehr verschieden. Oft — gewöhnlich sind das die kleinen, rundlichen Hohlräume — liegt

eine neben der andern, so daß sie den Charakter eines Epithels gewinnen, an andern Stellen findet man sie mehr zerstreut, und manche von den Hohlräumen — hierher gehören meist die größten — zeigen an ihrer Wand nur einige wenige in weiten Abständen anliegend. Im ersteren Falle sind die Zellen ungefähr kubisch, während sie im letzteren dem Bindegewebe mehr angedrückt erscheinen. Ihre Kerne sind ebenso wie die der frei sich umherbewegenden Zellen verhältnismäßig groß, oval oder rundlich, von körniger Beschaffenheit; auch das Plasma hat körnige Beschaffenheit. Die Darstellung HAMANNS, der ein kubisches, wimperndes Epithel das ganze Organ außen umkleiden läßt, ist nicht richtig. Bei so jungen Tieren, wie er sie untersuchte — Asterias von 1—5 *mm* Durchmesser —, mag ja die äußere Schichte aus Gründen, die später erwähnt werden sollen, allerdings epithelialen Charakter haben und auch bei erwachsenen Tieren finden wir solche Stellen (Taf. I, Fig. 4); Bilder aber, wie das auf Taf. I, Fig. 3 wiedergegebene, zeigen, daß man da von einem Epithel wohl nicht gut sprechen kann. Auch die Angabe, daß die Zellen Wimpern tragen, ist nicht richtig. Übrigens finden wir auch auf keiner der beiden Abbildungen, die HAMANN von dem Organ gibt, etwas von diesen Wimpern gezeichnet. Im Innern der Hohlräume, dem Bindegewebe anliegend, gibt er ferner ein einschichtiges Epithel an, von dem beim erwachsenen Tiere sich Zellen loslösen und in die Tiefe sinken sollen. Auch diese Angabe stimmt mit den wirklichen Verhältnissen nicht überein. Die Angabe LUDWIGS (23) dagegen, der angibt, daß einzelne Zellen in unregelmäßigen Abständen dem Bindegewebe anliegen, ist richtig; er hat eben Lymphocyten, die sich gerade an der Wand befanden, gesehen. Die meisten der Hohlräume sind mit einem Gerinnsel gefüllt, in dem die Lymphzellen suspendiert sind, die ganz den an der Außenseite aufsitzenden Zellen gleichen, also auch nicht, wie HAMANN angibt, ein zentriertes Kernkörperchen im Kerne besitzen, sondern eben einen Kern von körniger Struktur (Taf. I, Fig. 1, 2, 3, 4, 7, *l c*). HAMANN läßt das Gerinnsel von den das Innere der Hohlräume auskleidenden Zellen entstehen, was natürlich, da diese selbst nicht da sind, unmöglich ist. Es ist ganz einfach koaguliertes Serum, das die Blutzellen in sich führt. Woher diese stammen, das zeigen uns Stellen, wie sie auf Taf. I in Fig. 3 und 4 bei *e z* dargestellt sind. An manchen Stellen sehen wir nämlich in der äußeren Zelllage mehrere Zellen angehäuft, so zwar, daß manche von ihnen in die Tiefe gepreßt erscheinen. Und in der Tat findet, wie schon DURHAM erwähnt, eine Einwanderung dieser Zellen

in das Innere der Hohlräume statt. Aber auch nach außen hin scheinen sie sich abzulösen und in den Axialsinus zu fallen. So ist die Angabe Hamanns erklärlich, der bei dem jungen Asterias von einem äußeren Epithel spricht. Es ist eben noch das lückenlose Epithel, das ja vom Septum auf das Organ übergeht und aus dem später diese durch Ausstoßung von Blutzellen lückenhaft gewordene Zellschicht entsteht. — Dies ist also der Bau des mittleren Hauptteils des Organs, und auch der durch die Ampulle durchziehende Endteil zeigt ihn im wesentlichen.

Der rechts vorspringende seitliche Fortsatz und sein kleiner eiförmiger Anhang (Taf. II, Fig. 1, *sf* und *ea*) zeigt einen anderen Bau. Wenn wir zunächst von diesem letzteren ausgehen, so sehen wir, daß seine Außenseite von einer ziemlich dichten Lage von ebensolchen Zellen, wie sie das ganze Axialorgan umkleiden, umgeben ist. Seine Oberfläche verläuft nicht einfach, sondern dringt an vielen Stellen in tiefen, engen Gruben in das Innere ein. Das Grundgewebe dieses Teils ist wieder Bindegewebe, dessen Grundsubstanz ich als hyalin-streifig bezeichnen möchte. Nach verschiedenen Richtungen in Strängen verlaufende Bindegewebsfasern, deren sternförmige Zellen oft wie in Nestern beisammensitzen, ziehen durch dasselbe hindurch. Das Ganze aber ist durchzogen von einer reichen Menge von Muskelfasern, die im Innern nach verschiedenen Richtungen verlaufend, sich gegen das untere Ende, wo dieser Teil mit dem übrigen zusammenhängt, parallel anordnen und nun in beträchtlicher Menge (Taf. I, Fig. 1, *mf*) hinabziehen in den seitlichen Fortsatz, wo sie sich wieder, nach verschiedenen Richtungen auseinanderlaufend, aufteilen.

Hamann hat bekanntlich jedwedes muskulöse Element im Axialorgan geleugnet. Auf Grund meiner Präparate kann ich nur erklären, daß gerade in diesem seitlichen, aboralen Teile sich eine verhältnismäßig beträchtliche Menge von Muskelfibrillen findet, die oft ganz typisch den Charakter von Mesenchymmuskelzellen zeigen. Taf. I, Fig. 2 zeigt ein Bild aus dem unteren Ende des eiförmigen Anhanges. Wir sehen die sternförmig verästelten typischen Bindegewebszellen *(bgz)* in der Grundmasse liegen, ihre Fortsätze nach den verschiedensten Richtungen aussendend. Immerhin aber lassen sich doch einzelne Hauptrichtungen, die diese Fortsätze und auch die Fasern der Grundsubstanz verfolgen, erkennen. Hohlräume finden sich in diesem Teile nicht. — Auch das unterhalb dieses Anhanges liegende Gewebe, das dem seitlichen Fortsatz angehört, unterscheidet sich in seinem Bau von dem des übrigen Axialorgans.

Wohl treten hier Hohlräume in ähnlicher Anordnung auf wie in dem zuerst besprochenen Teile, wohl finden wir auch hier faseriges Bindegewebe als Begrenzung derselben, aber in mehr oder minder breiten Strängen; auch sind ihm keine Zellen aufgelagert. Dagegen finden wir die Zellkerne der Bindegewebsfasern, welche hier die Wandungen zusammensetzen, innerhalb derselben verteilt (Taf. I, Fig. 1, *Kbg*). In den Hohlräumen sehen wir auch hier, wie im mittleren Teile, in seröser Flüssigkeit suspendiert, Lymphzellen.

Betrachten wir schließlich den dritten, unteren Teil des Axialorgans. Die Wandungen seiner Hohlräume zeigen denselben Bau wie die des Hauptteils; innen eine bindegewebige Lamelle, an ihrer Außenseite mit epithelartig angeordneten Zellen besetzt. Das Innere dieser Räume aber ist, wie schon erwähnt, erfüllt mit freien Zellen, die eine Masse von stark lichtbrechenden, gelben Körnchen enthalten (Taf. I, Fig. 5, *spz*). So groß ist oft deren Anzahl, daß sie überhaupt alle anderen Strukturen der Zelle verdecken. Der Kern derselben ist größer als der der Wandungszellen, ebenfalls oval oder rundlich und stets stark körnig; niemals sah ich darin ein einziges großes Kernkörperchen. Vielfach sind die Hohlräume von solchen Zellen, die dann dicht nebeneinanderliegen, ganz ausgefüllt, so daß es oft Schwierigkeiten macht, überhaupt noch einen freien Raum darin zu finden. Wie im Hauptteile, so finden wir auch hier, daß die Hohlräume einen die Mitte derselben durchziehenden, gegen das Ende zu sich gabelnden oder verbreiternden hyalin-faserigen Strang umgeben (Taf. I, Fig. 5, *bga*), den Cuénot (10) als bindegewebige Achse bezeichnet hat. Auch ich halte ihn für bindegewebiger Natur. Allerdings färbt er sich mit Delafields Hämatoxylin im Gegensatze zu dem anderen Bindegewebe, das sich damit intensiv violettschwarz färbte, fast gar nicht. Die Färbung mit Eisenhämatoxylin dagegen ergab die braune Farbe des Bindegewebes.

Was nun die Natur und Funktion der einzelnen Teile des Axialorgans anbelangt, so ergibt sich nach dem Vorhergehenden ja von selbst auch hier eine Scheidung in drei Hauptteile. Der untere, zuletzt besprochene, hat offenbar die Funktion einer Speicherniere und stimmt also mit dem überein, was Cuénot (10) in seiner letzten Arbeit als Merkmal des ganzen Axialorgans bezeichnet hat, nämlich er hat exkretorische Tätigkeit. Der mittlere, größte Teil dient hauptsächlich der Bildung von Lymphocyten. Von den Hohlräumen dieses Teiles sind insbesondere die mit einer großen Anzahl von Zellen bedeckten als jene Stellen aufzufassen, an welchen die

Lymphkörperbildung in vollem Gange ist, während die anderen ihre Funktion als Bildungsstätten teilweise vielleicht nur vorübergehend, teilweise für immer verloren haben. Es gilt dies insbesondere von den großen, meist am Rande befindlichen Räumen, deren Wandungen fast bloß aus Bindegewebsfasern bestehen, denen nur einige wenige Zellen aufgelagert sind. Was schließlich den dritten Teil, den seitlichen Fortsatz und den eiförmigen Anhang, anbelangt, so findet dort wohl sicher keine Lymphkörperchenbildung statt, dagegen weist der verhältnismäßige Reichtum an Muskelfasern auf eine, wenn auch nicht starke, so doch einigermaßen wirksame kontraktile Tätigkeit hin. Dem Organ jedwede kontraktile Fähigkeit abzusprechen, wie es HAMANN tut, geht wohl nicht an. Es haben ja auch Versuche gezeigt, daß es sich beim Herausschneiden verkürzt und daß Reizungen mit einer Nadel langsame Kontraktionserscheinungen hervorriefen. Wenn auch diese Versuche nicht schwer ins Gewicht fallen, so kann man sie doch auch nicht ganz und gar unbeachtet lassen, insbesondere wenn die histologische Untersuchung Stützpunkte für sie liefert. Leider war es mir nicht möglich, elektrische Reizungsversuche, die wohl für die Funktionsbestimmung dieses Teils als Herz entscheidend wären, durchzuführen, da das nötige große Material nicht zu beschaffen war.

Wenn wir die obigen Ergebnisse mit den Angaben früherer Beobachter vergleichen, so finden wir folgendes: Die einen bezeichneten das Axialorgan als blutbildend und als Haupt- und Zentralteil des Blutgefäßsystems, andere als Drüse, die sie teilweise mit den Geschlechtsorganen in Verbindung brachten, wieder andere schrieben ihr exkretorische Funktionen zu, wie z. B. CUÉNOT (10) und HAMANN (15).

Von dem Bestreben geleitet, Anhaltspunkte für die Erklärung dieses gewiß nicht leicht zu deutenden Organs zu finden, bemühte sich jeder einzelne Beobachter, die ihm als die wichtigsten erscheinenden Charaktere und Eigenschaften als die allgemein geltenden darzustellen. Und so finden wir überall eine, meiner Ansicht nach, viel zu einseitige Deutung dieses komplizierten Organs.

Der orale Blutlakunenring.

Wie wir schon gesehen haben, zieht rechts von dem Teil des Axialorgans, der exkretorische Funktion hat, immer mehr sich verjüngend ein natürlich nur seiner äußeren Gestalt nach zylinderförmiger Teil hinab, der zu dem oralen Ringseptum geht. Dieses

Verbindungsstück ist in Bezug auf die Elemente seiner Wandungen ganz gleich gebaut wie der Hauptteil des Axialorgans, der blutbildende Funktion hat; insbesondere im oberen Teile finden wir Hohlräume, den schon erwähnten bindegewebigen Strang umgebend, mit bindegewebiger Wandung, die einen reichlichen Zellbelag aufweisen. Es scheint auch hier eine Stelle zu sein, wo eine ziemlich lebhafte Einwanderung von Lymphocyten stattfindet. Der untere Teil verschmälert sich dann immer mehr, so daß schließlich nur 1—2 Hohlräume sich finden und das Organ tatsächlich streckenweise röhrenförmig wird. Die Art der Verbindung mit dem Ringseptum wurde schon früher besprochen. Dieses (Taf. I. Fig. 6, *rs*) spannt sich innerhalb des Hohlraums des oralen Ringnerven *(N)* zwischen dem letzteren und der die andere Seite der Nervenrinne einschließenden Bindegewebsschichte aus, in seinem Innern den oralen Blutlakunenring tragend. Die Nervenrinne, die auf dem Querschnitt ungefähr die Gestalt eines Kreissegmentes hat, dessen Bogen durch den Ringnerven, dessen Sehne durch dichtes, derbes Bindegewebe gebildet ist, wird durch das Septum in zwei sehr ungleiche Teile, einen größeren äußeren (Taf. I, Fig. 6, *aP*) und einen kleineren inneren (dieselbe Fig., *iP*) zerlegt. Den letzteren haben Tiedemann (37) und nach ihm Greeff (13) und auch andere für das eigentliche blutführende Gefäß gehalten. Dem äußeren Teile gab der erstere den Namen orangefarbenes Gefäß. Beide erhielten später noch verschiedene andere Namen, was gerade nicht dazu beitrug, die Verhältnisse klarer zu machen. Schon Tiedemann aber hatte auf die Existenz eines weißen Ringes an der äußeren Wand des inneren Raumes hingewiesen und Greeff hatte die Vermutung ausgesprochen, daß dieser Ring eine Höhlung besitze, die vielleicht mit seinem kiemenartigen Organ in Verbindung stehe; die richtige Erklärung aber für diese im Septum enthaltenen Hohlräume fand keiner der Beobachter. Nachdem dann Lange (22) und Teuscher (36) ihrer Meinung dahin Ausdruck gegeben hatten, daß die blutführenden Gefäße von dem äußeren *(aP)* und inneren *(iP)* Raume eingeschlossen sein müßten, war es Ludwig (23), der die Irrtümer der vorhergehenden Autoren widerlegte und eine zusammenfassende Darstellung und gute Deutung der Verhältnisse gab, indem er den innerhalb des Septums liegenden Hohlraum für das eigentliche blutführende Gefäßgeflecht erklärte, den inneren und äußeren Ring dagegen für die dazu gehörigen Perihämalräume.

Nach ihm hat Cuénot (7) das Vorhandensein dieses Raumes bei Astropecten geleugnet und ihn als künstliche Lücken, hervor-

gerufen durch die Entkalkung, bezeichnet. Ich denke, unsere Abbildung (auf Taf. I, Fig. 7) widerlegt diese Ansicht genügend. Für Asterias gibt er dagegen eine Höhlung im Septum zu, erklärt sie aber dort als drüsiges Gebilde, als Fortsetzung des Axialorgans. Tatsächlich finden sich auch bei Asterias viel größere blutführende Räume im oralen Ring und den radiären Geflechten als bei Astropecten.

Betrachten wir nun den Bau des Septums. Die obenerwähnte Figur (Taf. I, Fig. 7) gibt seine Einzelheiten wieder. Das ganze Gebilde ist von einer Lage epithelial angeordneter Zellen *(e)* bedeckt, die insbesondere im breiteren, oberen Teile ihre Fortsätze in die Tiefe senden, und zwar meist jede Zelle nur einen. Im unteren Teile flachen sich die Zellen mehr ab und bilden ein Pflasterepithel. Sie gehen unten über in die Zellen an der Oberfläche des Langeschen Nerven *(ln)*, der über dem Hauptnerven liegt. Auch ihre Kerne haben körnige Struktur. Die Grundmasse des ganzen Septums ist ein hyalines Bindegewebe *(hg)*. In diesem finden wir insbesondere im oberen Teile zahlreiche typisch ausgebildete, sternförmige Bindegewebszellen *(bgz)* mit ihren Fortsätzen, die wirr durcheinandergehen *(f)*, eingelagert. Weiter unten ordnen sich diese Fortsätze mehr parallel an. Außerdem sehen wir auch Längsmuskelfibrillen *(mf)*, die an der dem äußeren Perihämalkanal zugewendeten Seite hinziehen. Übrigens findet sich auch im „Langeschen Nerven" eine solche Längsmuskellage. An der oralen Seite des Ringes sehen wir in der mittleren Höhe des Septums beginnend den blutführenden Raum *(oBr)*. Seine Wandung, die ja ein Teil des Septums selbst ist, besteht natürlich ebenfalls aus einer inneren dünnen Schichte von Bindegewebsfasern und einer äußeren epithelialen Lage von Zellen mit körnigem Kern. Nicht immer ist es bloß ein Raum, wie unsere Zeichnung es darstellt, sondern an manchen Stellen spaltet sich dieser in zwei, indem seine Wand sich an den gegenüberliegenden Teil des Septums in der Mitte anheftet. So entsteht tatsächlich eine Art Geflecht, wie es ja schon Ludwig angegeben hat. Im Innern sind wieder in seröser Flüssigkeit suspendierte Lymphocyten zu finden. An der Basis jedes Armes zweigt sich vom Septum ein Strang distalwärts ab, das Radialseptum, das jenen Teil der Bluträume enthält, der uns im nächsten Abschnitte beschäftigen soll.

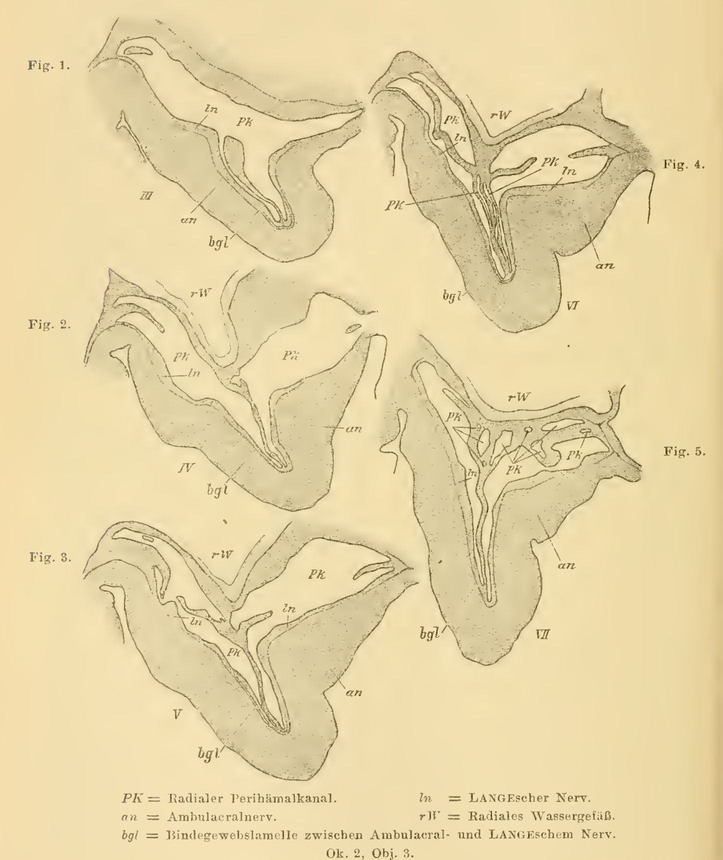
Das radiäre Blutgeflecht.

Wie schon Tiedemann beschrieben hat, bildet der Längsnerv, der die Arme bis zur Spitze durchzieht, zwischen den Ambulacral-

füßchen im Querschnitt eine V-förmige Figur. Der äußere Perihämalkanal des oralen Ringgeflechtes bildet den längs des Nerven verlaufenden Hohlraum dieses Gebildes, das im oberen Teile wieder von derbem Bindegewebe (Taf. II, Fig. 3, *obg*) begrenzt wird. Vom Grunde dieser so gebildeten Rinne zieht sich durch die Mitte der Höhlung nach aufwärts das radiale Septum, um sich, wenigstens auf dem größten Teile seines Weges, an dem oberen Rande anzuheften. So zeigt sich das Bild in seiner größten Einfachheit (Taf. II, Fig. 5) und so wurde es auch von TIEDEMANN beschrieben. Andere Forscher, wie GREEFF, gaben dann der Meinung Ausdruck, daß das Septum im oberen Teile sich gable und zwei Seitenzweige abgebe, die sich an der Basis der Füßchen anheften, während die obere Verbindung bestritten wurde. TEUSCHER wieder beschreibt vom Längsseptum abgehende Quersepta, durch die der Raum in einzelne völlig voneinander getrennte Kammern gesondert werde, die, wie er sagt, sich auch nur einzeln injizieren lassen. Allerdings erwähnt er gleich zwei Seiten später, daß ihm Injektionen der Arme hauptsächlich vom Axialorgan aus gelungen seien. Miteinander vereinigen lassen sich diese beiden Angaben wohl nicht.

Wenn wir eine vollständige Querschnittserie durch ein Ambulacrum und ein Interambulacrum betrachten und außerdem einen Längsschnitt, wie ihn Fig. 2 auf Taf. II darstellt, zu Hilfe nehmen, so bekommen wir einen guten Überblick über die tatsächlichen Verhältnisse. Diese sind in der Reihe von kleinen Übersichtszeichnungen auf Tafel II und in den Textfiguren wiedergegeben. Wir betrachten die Bilder in der Reihenfolge von der Scheibe gegen die Spitze zu. Der einfachste Zustand, den wir oben geschildert haben, findet sich im ambulacralen Teile. Das nicht verzweigte Septum heftet sich an das obere Bindegewebe an. Dieser Zustand erhält sich durch eine ziemliche Strecke, bis dann, und zwar gerade bei Beginn der Stelle, wo sich das erste interambulacrale Muskelbündel in das obere Bindegewebe einschaltet, die obere Verbindung anfängt, immer schmäler zu werden und im Interambulacrum selbst das obere Ende des Septums mit seiner kolbigen Verdickung, losgelöst vom Bindegewebe, frei in der Rinne liegt (Taf. II, Fig. 6). Eine Strecke weiter zu Beginn des nächsten Ambulacrums sehen wir (Textfig. 1) Anschnitte frei in der Rinne liegen. Die Fig. 2 auf Taf. II zeigt uns, daß sie lateralen, kölbchenartigen Anhängen angehören, die vom Querbande entspringen. Endlich heften sich diese Querbänder an der Seite zwischen den Bindegewebsblättern des Füßchens fest (Textfig. 2). Zugleich hat sich auch das Ende des Vertikalseptums dem Bindegewebe

wieder genähert und die Verbindung mit demselben wird wieder hergestellt. Die queren Anschnitte werden immer größer, auch vom mittleren Teile ziehen ihnen jetzt andere entgegen (Textfig. 3) und schließlich sehen wir (Textfig. 4) den Querschnitt des ganzen



PK = Radialer Perihämalkanal. *ln* = LANGEscher Nerv.
an = Ambulacralnerv. *rW* = Radiales Wassergefäß.
bgl = Bindegewebslamelle zwischen Ambulacral- und LANGEschem Nerv.
Ok. 2, Obj. 3.
Die römischen Ziffern korrespondieren mit jenen auf Taf. II, Fig. 2.

Querbandes vom Vertikalseptum gegen die oberen seitlichen Ecken ziehen. Im unteren Teile desselben haben sich unterdessen seitliche Partien abgetrennt (Textfig. 4), die immer höher hinaufrücken, bis sie schließlich ungefähr in der mittleren Höhe der Rinne ihren höch-

sten Stand erreichen (Taf. II, Fig. 3). Es sind die Anschnitte einer unteren schrägen Verbindung des Septums mit der Wand der Nervenrinne, von welchen TEUSCHER meinte, daß sie bis hinauf reichten und so die Nervenrinne in einzelne vollkommen getrennte Kammern teilten, während doch tatsächlich in der Mitte beiderseits Öffnungen sich finden. Ihre Schiefstellung bewirkt eben, daß wir keine Flächenansicht auf dem Querschnitt erhalten, sondern nur immer höher hinaufreichende Durchschnitte. Der obere Teil des Bildes kompliziert sich nun immer mehr: die lateralen Abzweigungen heften sich vielfach an das obere Bindegewebe an (Taf. II, Fig. 3, Textfig. 5) und hängen nun draperieartig herab. Alle diese komplizierten Bilder finden sich im ersten Drittel des Ambulacrums. Dann vereinfachen sich die Verhältnisse wieder und wir erhalten schließlich das Bild, wie es Fig. 5 auf Taf. II darstellt.

In histologischer Hinsicht zeigt sich uns folgendes: Dem Hauptlängsnerven der Arme liegt ein anderer von LANGE (22) gefundener, nach ihm benannter auf, von dem bisher angegeben wurde, daß er durch eine gleichmäßig dicke Lage von Bindegewebe von dem Hauptnerven getrennt sei. Meine Befunde an Astropecten zeigten mir, daß dies nicht ganz zutreffe, sondern daß vielmehr ungefähr in der mittleren Höhe des Hohlraums diese bindegewebige Schichte unterbrochen ist, wie es ja auch z. B. Fig. 5 auf Taf. II zeigt. Ganz fein von der Mitte beginnend und immer stärker werdend zieht sie mit zwei Lagen von bindegewebigen Längsfasern, die in eine hyaline Grundmasse eingebettet sind, bis an den Grund der Rinne fort. Dort verbinden sich die Teile der beiden Seiten miteinander und gehen nun als mittlerer Teil des Septums aufwärts. Ganz besonders deutlich zeigen sich diese Verhältnisse an mit DELAFIELDS Hämatoxylin, Säure-Fuchsin und Orange G gefärbten Schnitten, da dann das violettschwarz tingierte Bindegewebe sehr scharf hervortritt. Seitlich von dieser mittleren Masse finden sich im Septum hie und da feine Muskelfibrillen und schließlich bildet ein ganz flaches Pflasterepithel, das in die Bekleidung des LANGEschen Nerven übergeht, die äußere Bedeckung. Dies sind die Verhältnisse im unteren Teile. Gegen oben zu verbreitert sich das Septum kolbenförmig, die bindegewebigen Zentralmassen werden breiter und auch ihre einzelnen Elemente größer und derber, so daß sich Bilder, wie sie Fig. 3 auf Taf. II ersichtlich macht, ergeben. Auch an den Stellen, wo das Septum nicht am oberen Rande der Rinne befestigt ist, finden wir diese Verhältnisse; das Zentralnervengefäß, das TEUSCHER beschrieben hat und das von anderen For-

schern, z. B. Ludwig, mit dem blutführenden Raum identifiziert wurde, existiert wenigstens bei Astropecten nicht, und an der Stelle der zwei großen Hohlräume, die er zeichnet, befinden sich eben derbe Bindegewebsfasern.

Anders sind die Verhältnisse aber dort, wo das Septum seine komplizierte Gestalt annimmt. Schon bei geringer Vergrößerung fallen da die Querbalken durch ihr von dem übrigen ganz verschiedenes Aussehen auf. Kleine Lücken geben dem Ganzen ein netz- oder kettenartiges Aussehen. Bei starker Vergrößerung sehen wir dann das Bild, wie es uns Fig. 4, Taf. II zeigt. Die Wandung der Hohlräume bildet auch hier wieder eine dünne, bindegewebige Membran *(bgm)*, an deren äußerer Seite die Zellen angelagert sind. Von Zellkernen konnte ich zwei Arten unterscheiden; größere, die ungefähr die Form der in den Lymphzellen befindlichen haben und um mehr als die Hälfte kleinere von ebenfalls körniger Beschaffenheit, die sich viel dunkler gefärbt hatten als die anderen *(klk)*. Die inneren Räume füllten Serum und Lymphocyten mehr oder weniger aus. Manche von letzteren hatten zwei Kerne *(lct)*. Sie befanden sich im Zustande der Teilung, die ja bei Asteriden, wie bereits Cuénot gezeigt hat, amitotisch ist. Dieser Bau findet sich von der Mitte des Septums an, wo die beiden Querbänder angeheftet sind, in dieser wie in den lateralen Kölbchen bis zur Einmündung zwischen die beiden seitlichen Blätter des Bindegewebes, das die Muskellage des Füßchens umgibt. Es sind also eigentlich diese Querblätter und die anhängenden Kölbchen als die Hauptteile der Blutführung zu betrachten. Im Septum sehen wir in den dazwischenliegenden Teilen nur ganz kleine Lücken in geringer Anzahl, die höchstens ein paar Lymphzellen Platz gewähren können.

Die im unteren Teile befindlichen Quersepta zeigen denselben Bau wie der untere Hauptteil. Schließlich ist noch zu erwähnen, daß an den Stellen der größten Komplikation von dem Teile über der Ambulacralrinne in verhältnismäßig beträchtlicher Menge Muskelfibrillen im Langeschen Nerv verlaufen, die auch in die Quersepta und in den mittleren Teil des Septums Fasern abgeben.

Wenn wir nun den weiteren Verlauf der blutführenden Räume im Füßchen, an dessen Basis die Querblätter befestigt sind, verfolgen, zeigt sich uns folgendes: Das Füßchen selbst ist, wie schon lange bekannt, von außen nach innen zusammengesetzt 1. aus einer zweischichtigen Cuticula, darunterliegenden Sinneszellen mit einer Nervenschicht; 2. unter dieser kommt eine Bindegewebsschichte; 3. eine Längsmuskelschichte; 4. ein inneres Epithel. Was

nun die Bindegewebsschichte anbelangt, so besteht sie aus einer inneren und äußeren in hyaliner Grundmasse eingelagerten Ringfaserschichte, während sich in der Mitte eine Lage mit meist längsverlaufenden Fasern findet. Wenn wir den Querschnitt eines Füßchens betrachten, so sehen wir in der Bindegewebsschichte gewöhnlich eine oder zwei an entgegengesetzten Seiten befindliche oder mehr Stellen der Bindegewebslage, an denen die beiden seitlichen Blätter auseinandergetreten sind und einen Hohlraum einschließen. Auch auf Längsschnitten ist ein solcher streckenweise zu verfolgen, und zwar nur bis unmittelbar vor das Ende des Füßchens. Dort treten die beiden Grenzlamellen noch weiter auseinander, der mittlere Strang verschwindet in der in Fig. 7, Taf. II gezeigten Weise, und wir finden nun einen verhältnismäßig ziemlich großen Raum, erfüllt mit Serum und Lymphocyten. Schon Greeff und auch Teuscher haben einen solchen Raum vermutet. Letzterer gibt aber eine Zeichnung (l. c. Taf. XVIII, Fig. 7), in welcher in dem Raum, den wir vorhin erwähnten, zahlreiche Punkte zerstreut sich finden, die er als die Durchschnitte des „Bindegewebsringes“ bezeichnet. Von einem solchen konnte ich nichts wahrnehmen. Diese Punkte nehmen vielmehr ganz die Lage ein, wie die Lymphocyten auf unserer Fig. 7, Taf. II.

Wir haben uns also die Blutzirkulation im Füßchen selbst, meiner Ansicht nach, so vorzustellen, daß in der Bindegewebsschichte unregelmäßig verlaufende Lücken und Hohlräume, die miteinander in Verbindung stehen, sich finden, alle zum unteren Rand des Füßchens ziehend, wo sie sich zu einem breiteren Ringsinus vereinigen. Chadwick, der zuletzt über den Bau der Füßchen ausführlicher handelte, scheint diese Räume übersehen zu haben; wenigstens erwähnt er nichts davon. Auch Hamann gedenkt ihrer mit keinem Worte.

Zusammenfassung.

I. Das Axialorgan, eine lokale Wucherung des Interbrachialseptums, besteht aus drei histologisch und funktionell verschiedenen Teilen.

a) Der mittlere Hauptteil ist Lymphocytenbildner; ihm gleich ist die Verbindung mit dem oralen Blutring.

b) Der obere seitliche Anhang bildet wahrscheinlich keine Lymphzellen, besitzt aber nach seiner histologischen Beschaffenheit,

da er nämlich Muskeln zeigt, zu urteilen, wenigstens einigermaßen kontraktile Fähigkeit.

c) Der untere distale Teil fungiert als Speicherniere.

II. Der mittlere lymphbildende Teil ist durch das oberwähnte Verbindungsstück mit dem oralen Blutgeflecht im Ringseptum in Verbindung, der Axialsinus mündet in den inneren oralen Perihämalkanal.

III. Im Ring- wie im Radialseptum finden sich auch Muskelfasern.

IV. Die Bluträume in den Strahlen finden sich vorzüglich in den Querbändern und lateralen Kölbchen; von da gehen Bluträume in die Füßchen, an deren Ende sich ein ringförmiger Raum befindet.

Verzeichnis der angeführten Literatur.

1. 1883. P. H. Carpenter, Notes on Echinoderm Morphology, No. V. On the Homologies of the Apical System with some Remarks upon the Blood vessels. Quart. Journ. of Microscop. Sc. XXII.
2. 1883. — Notes on Echinoderm Morphology, No. VI. On the Anatomical Relations of the Vascular Systcm. Quart. Journ. of Microscop. Sc. XXIII.
3. 1893. Chadwick, Notes on the Haemal and Watervascular System of the Asteroidea. Proc. Liverpool Biol. Soc., Vol. 7 u. 4. Vol. Fauna Liverpool Bay (1896).
4. Delle Chiaje St., Memorie sulla storia e notomia degli animali senza vertebre del regno di Napoli, 4 Vol. Napoli 1823, 1825, 1828, 1829.
5. 1886. Cuénot L., Sur les fonctions de la glande ovoïde, des corps de Tiedemann et des vésicules de Poli chez les Astérides. Compt. rend. Ac. sc. Paris, T. CII, p. 1568—1569.
6. 1887. — Formations des organs génitaux et dépendances de la glande ovoïde chez les Astérides. Compt. rend. Ac. sc. Paris, T. CIV, p. 88—90.
7. 1888. — Contribution à l'étude anatomique des Astérides. Arch. de zool. expér. et génér. (2), T. V, Suppl. bis. 2. Mem.
8. 1890. — Études morphologiques sur les Échinodermes. Note préliminaire. Arch. zool. Exp., 2, T. IX.
9. 1891. — Études morphologiques sur les Échinodermes. Arch. biol., T. XI, p. 303—680.
9 *a*. 1896. — L'appareil lacunaire et les absorbants intéstinaux chez les Étoiles de mer. Compt. rend. ac. sc. Paris, T. CXXII, p. 414—416.
10. 1901. — Études physiologiques sur les Échinodermes. Arch. zool. expér., 3, T. IX, p. 233—259.
11. 1891. Durham, On Wandering Cells in Echinod.: more especially with regard to Excretory Functions. Quart. Journ. Micr. Sc. (2), Vol. 33, p. 81—121.
12. 1871. Greeff Rich., Über den Bau der Echinodermen. I. Mitteilung. Sitzungsber. der Ges. zur Beförd. d. ges. Naturwissensch. zu Marburg.
13. 1871. — Über den Bau der Echinodermen. II. Mitteilung. Sitzungsber. d. Ges. z. Beförd. d. ges. Nat. zu Marburg.
14. 1872. — Über den Bau der Echinodermen. III. Mitteilung. Ebenda.
15. 1885. Hamann O., Beiträge zur Histologie der Echinodermen. 2. Heft. Die Asteriden, anatomisch und histologisch untersucht. Jena, Verlag von Gust. Fischer.
16. 1872. C. K. Hoffmann, Zur Anatomie der Asteriden. Niederl. Archiv f. Zoologie, II, 1—32.
17. 1867. Jourdain S., Recherches sur l'appareil circulatoire de l'étoile de mer commune (Asteracanthion rubens). Compt. rend. ac. sc. Paris, T. LXV, p. 1002—1004.

18. 1882. — Sur les voies, par lesquelles le liquide séminal et les œufs sont évacués chez l'Astérie commune. Compt. rend. ac. sc. Paris, T. XCIV, p. 744—746.
19. 1733. Kade D., Stellae marinae quinque radiorum holsaticae coloris violacei anatome, in Linck, De stellis marinis (Appendix).
20. 1814. Konrad Fr., De asteriarum fabrica. Diss. inaug., Halae.
21. 1894. Lang, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. Echinodermata. Jena.
22. 1876. Lange Wich., Beiträge zur Anatomie und Histologie der Asteriden und Ophiuren. Morph. Jahrb., II, S. 241—286.
23. 1878. Ludwig H., Beiträge zur Anatomie der Asteriden. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zool., Bd. XXX, S. 98—162.
24. 1894—1899. Ludwig und Hamann, Die Echinodermen; in Bronn, Klassen und Ordnungen des Tierreichs.
25. 1849. Müller Joh., Über die Larven und die Metamorphose der Echinod. II. Abteilung.
26. 1850. — Anatom. Studien über Echinodermen. Müllers Archiv, S. 117—155.
27. 1882. Perrier Edm. und Poirier J., Sur l'appareil circulatoire des Étoiles de mer. Compt. rend. ac. sc. Paris, T. XCIV, p. 658—661.
28. 1882. — Sur l'appareil réproducteur des Étoiles de mer. Compt. rend. ac. sc. Paris, T. XCIV, p. 891—892.
29. 1886. Perrier Edm., Recherches sur l'organisation des Étoiles de mer. Compt. rend. ac. sc. Paris, T. CII, p. 1146—1148.
30. 1887. — Sur le corps plastidogène ou prétendu cœur des Échinodermes. Compt. rend. ac. sc. Paris, T. CIV, p. 180—182.
31. 1891. — Échinodermes de la Mission scientifique du Cap Horn. I. Stellerides. In Mission scientifique Cap Horn zool., T. VI, Paris.
32. 1900. Ray Lankester, A Treatise on zoology. The Echinoderma, bearbeitet von Bather, Gregory und Goodrich.
33. 1895. Russo A., Contribuzione alla genesi degli organi negli Stelleridi. in Atti Accad. Napoli (2), Vol. 6, No. 14, p. 11.
34. 1836. v. Siebold Th., Zur Anatomie der Seesterne. Müllers Archiv.
35. 1809. Spix, Mémoire pour servir à l'histoire de l'astérie rouge, astérie rubens (Linné), de l'actinie coriacée (Actinia coriacea Cuv.) et de l'alcyone ros. Ann. du Mus. d'Histoire nat. Paris.
36. 1876. Teuscher R., Beiträge zur Anatomie der Echinod. III. Asteriadae. Jen. Zeitschr. Naturw., Bd. X, S. 493—516.
37. 1899. Tiedemann Fr., Anatomie der Röhrenholothurie, des pomeranzenfarbigen Seesterns und des Stein-Seeigels. Landshut.
38. 1888. Vogt C. und Jung E., Lehrbuch der prakt. vergl. Anatomie. S. 581 bis 618. Braunschweig.
39. 1837. Volkmann, Über das Gefäßsystem der Meersterne, in Okens Isis, Bd. V.

Erklärung der Abbildungen.

Die Zeichnungen wurden mit Hilfe des Zeichenapparates von LEITZ (Höhe 1 *cm* unter dem Objekttisch) entworfen.

Tafel I.

Fig. 1. Längsschnitt durch den Verbindungsteil des eiförmigen Anhangs des Axialorgans mit dem oberen seitlichen Fortsatz desselben. Auch Teile des letzteren sind dargestellt. Ok. 2, Obj. 7. *mf* Muskelfasern, *bg* Bindegewebsfasern, *Kbg* Kerne des Bindegewebes, *lc* Lymphocyten, *s* Serum.

Fig. 2. Detailzeichnung aus dem unteren Teil des eiförmigen Anhangs (Verbindungsstelle mit dem seitlichen Fortsatz). Ok. 2, hom. Ölimm. $^1/_{12}$ LEITZ. *bgz* Bindegewebszellen, *mf* Muskelfasern, *lc* Lymphocyten, *f* Bindegewebsfasern.

Fig. 3. Hohlraum aus dem mittleren Teile des Axialorgans (am seitlichen Rande desselben). Ok. 2, hom. Imm. $^1/_{12}$ LEITZ. *bg* Bindegewebslage, *ez* einwandernde Zelle, *bga* bindegewebige Achse, *s* Serum, *lc* Lymphocyte (auch in den folgenden Abbildungen so bezeichnet).

Fig. 4. Detailbild von der Wandung eines Hohlraums mit starkem Zellbelag (mittlerer Teil). Ok. 4, hom. Imm. $^1/_{12}$ LEITZ. *bg* bindegewebige Lamelle, *ez* einwandernde Zelle.

Fig. 5. Hohlraum aus dem unteren Teile des Axialorgans. Ok. 4, Obj. 7. *spz* Zelle mit Exkretkörnern. Bezeichnungen sonst wie in Fig. 3 und 4.

Fig. 6. Übersichtszeichnung von dem oralen Nervenring. Ok. 2, Obj. 3. *N* Oralnerv, *rs* Ringseptum, *dbg* derbes Bindegewebe dorsal vom Ringkanal, *oBr* oraler Blutring, *aP*, *iP* äußerer, innerer Perihämalring.

Fig. 7. Detailzeichnung des Ringseptums. Ok. 2, Obj. 7. *hg* hyaline Grundmasse, *bgz* Bindegewebszellen, *f* Fortsätze derselben, *e* epithelial angeordnete Zellen, *mf* Muskelfasern, *oBr* oraler Blutring, *nf* Nervenfasern (Querschnitt), *ln* LANGEscher Nerv, *stf* Stützfasern, *bgl* Bindegewebslamelle unter dem LANGEschen Nerv. Sonst wie Fig. 6.

Tafel II.

Fig. 1. Schematisches Übersichtsbild über das Axialorgan. *stk* Steinkanal, *md* Madreporenplatte, *ab* Anheftungsband, *sf* oberer seitlicher Fortsatz, *ea* eiförmiger Anhang desselben, *et* exkretorischer Teil, *am* Ampulle des Steinkanals, *aP*, *iP* äußerer, innerer Perihämalring, *rl* Ringlakune, *Nr* Nervenring.

Fig. 2. Längsschnitt durch ein Ambulacrum und ein Interambulacrum des Armes. Ok. 4, Obj. 3. *bg* Bindegewebe des Septums, *qb* Querbänder, *lk* laterale Kölbchen, *obg* interambulacrales, oberes Bindegewebe, *ln* LANGEscher Nerv,

N Ambulacralnerv, *stf* Stützfasern desselben, *iam* Interambulacralmuskeln, *rw* radiales Wassergefäß (Anschnitt einer unteren Ausbuchtung). Der Pfeil bezeichnet die Richtung von der Scheibe zur Spitze, die römischen Ziffern die ungefähre Lage der gleich bezeichneten kleinen Übersichtszeichnungen und Textfiguren.

Fig. 3. Querschnitt durch die Ambulacralrinne. Ok. 4, Obj. 3. *obg* oberes Bindegewebe, *bg* Bindegewebe des Septums und der unteren Quersepta, *bl* Blutlakune im Querbande, *mf* Muskelfasern, *bgl* Bindegewebslamelle unter dem Langeschen Nerv, *lm* Längsmuskeln des Füßchens, *nf* Nervenschicht desselben, *bgm* bindegewebige Membran, *am* Ampulle. Sonst wie Fig. 2.

Fig. 4. Detailzeichnung aus dem Querbande. Ok. 4, hom. Imm. $^1/_{12}$ Leitz. *lzt* Lymphzelle in Teilung, *s* Serum, *klk* kleine Kerne in der Wandung, *bgm* bindegewebige Membran.

Fig. 5, 6. Übersichtsbilder über das Septum. Ok. 2, Obj. 3. *Pk* Perihämalkanal, *rw* radiales Wassergefäß, *ln* Langescher Nerv.

Fig. 7. Längsschnitt durch den Endteil des Füßchens mit dem ringförmigen Blutraum. Ok. 4, Obj. 7. *m* Muskeln, *ibg*, *mbg*, *abg* innere, mittlere und äußere Bindegewebslage, *n* Nervenschicht, *stf* Stützfasern derselben, *brf* Blutring des Füßchens, *s* Serum.

Auf Taf. II, Fig. 1 wurden die parallel verlaufenden Nervenfasern im Langeschen Nerven, auf derselben Tafel Fig. 3 die mit *nf* bezeichneten ebenfalls zur Zeichenebene parallel laufenden Nervenfasern nicht eingezeichnet.

Histologische Mitteilungen.
II. Sehzellen von Rana.

Von

Dr. K. C. Schneider,

a. ö. Professor a. d. Universität Wien.

(Mit 1 Tafel.)

Bei Abhaltung des histologischen Praktikums im verflossenen Wintersemester prüfte ich meine Präparate der Froschretina, die meiner Darstellung in der „Histologie“ (1902) zugrunde lagen, nochmals genau und war überrascht Strukturen wahrzunehmen, die mir früher entgangen sind, die aber über den so viel umstrittenen Aufbau der Sehzellen weitgehenden Aufschluß bieten und deren Mitteilung mir deshalb von großer Wichtigkeit erscheint. Ich ließ noch neue Schnitte, vor allem Flächenschnitte, anfertigen, die für das Verständnis der Stäbchenstruktur von Bedeutung sind. Das Material ist in Perenyischer Flüssigkeit konserviert; die Salpetersäure hat sich hier wieder einmal als vorzügliches Konservierungsmittel nervöser Fibrillenstrukturen bestens bewährt. Gefärbt wurde mit Heidenhains Eisenhämatoxylin.

I. Stäbchenzellen.

Hier vermochte ich Neurofibrillen durch die ganze Zelle hindurch zu verfolgen. Daß es sich um Neurofibrillen handelt, wird aus der Schilderung, wie ich glaube, ganz von selbst hervorgehen und bedarf daher keiner weiteren Begründung. Ich beginne mit dem proximalen, unter der Limitans externa und unter dem Kern gelegenen Zellabschnitt. Hier sind Neurofibrillen bis jetzt nicht mit Sicherheit festgestellt worden. Auch an den besten Präparaten vermißt man zumeist klare Fibrillenstrukturen ganz, findet dafür in den schlanken Zellleib eingelagerte schwärzbare Körner, die besonders an der ba-

salen Verzweigungsstelle häufig sind und in dieser Lage von mir 1902 erwähnt wurden. Gut erhaltene Zellen lassen nun aber spiral gewundene, längs und dicht nebeneinander verlaufende Fibrillen erkennen, wie sie die Fig. 5 *b*—*d* darstellt. Diese Spiralen sind durchaus klar und scharf zu erkennen. Ihre Windungen sind vor allem basal relativ weit, werden gegen den Kern hin immer enger und sind neben dem Kern sehr eng, zugleich aber auch länger gestreckt und zarter. Es macht den Eindruck, als stiegen die Spiralen nur an einer Seite des Kerns zur Limitans empor. Im Bereich der Limitans sind sie nur selten einigermaßen deutlich zu erkennen, doch konnte ich mich einige Male sicher vom Übergang in über dem Kern deutlich unterscheidbare Fibrillen (Fig. 5*b*) überzeugen.

Daß die gewöhnlich — bei ausgiebiger Schwärzung — nachweisbaren Körner (Fig. 5 *c* und *d*) nichts anderes als Zerfallsprodukte der Fibrillen sind, folgt ohne weiteres aus den verschiedenen Bildern. Die Zahl der Fibrillen schätze ich auf mindestens fünf oder sechs; genau war die Zahl hier nicht zu ermitteln (siehe unten bei Besprechung der Stäbchen weiteres). Die Fibrillen liegen gewöhnlich (?) den Endabschnitten der Müllerschen Stützfasern dicht an, die sich über dem äußeren Neuropil in ihre fibrillären Komponenten (siehe unten) aufzulösen beginnen. Über eine Beziehung der Sehzellfibrillen zu den Fibrillen des Neuropils vermag ich nichts näheres auszusagen.

Über den Kernen, im Innenglied des Stäbchens, sind die Fibrillen gewöhnlich angedeutet, selten aber so klar einzeln erkennbar, als es für den proximalen Zellteil in günstigen Fällen gilt. Immerhin belehren Bilder wie die in Fig. 5 dargestellten sowohl über die Anwesenheit spiraliger Fibrillen als auch über deren Zusammenhang mit den proximalen Spiralen. Ich bemerke, daß die Deutlichkeit des Bildes in den Figuren nicht übertrieben wurde; die Fibrillen wurden bei den stärksten Vergrößerungen und weit geöffnetem Beleuchtungsapparat untersucht. Sie verlaufen longitudinal oder nur wenig schräg aufsteigend und treten in das Ellipsoid ein, das in der Hauptsache von ihnen aufgebaut wird, in dem sie aber verdickt — in eine feingranuläre, intensiv sich schwärzende Substanz eingehüllt — erscheinen. Diese Hüllsubstanz, die ihre Unterscheidung gewöhnlich unmöglich macht — siehe jedoch vor allem Fig. 4 mit dem zerfaserten Ellipsoid — unterscheidet sich färberisch von den Körnern, die man an mäßig konservierten Retinae in der Zelle und auch im Innenglied unterhalb des Ellipsoids trifft und die, wie erwähnt, sich vom Fribrillenzerfall ableiten.

Diese Körner sind basophil, die Interfibrillarsubstanz im Ellipsoid jedoch acidophil. Übrigens scheinen die Körner nicht den völligen Zerfall der Fibrillen anzudeuten, sondern repräsentieren nur lokale Anhäufungen einer spezifischen Außensubstanz an den Fibrillen; die Fibrillen selbst sind resistenter, jedoch nach Ablösung der Außensubstanz nicht leicht zu unterscheiden.

Im Innenglied sind fibrilläre Strukturen bis jetzt am häufigsten beobachtet, wenn auch in keinem Falle genau dargestellt worden. Schon M. Schultze sah Andeutungen der echten Neurofibrillen; ich erwähne ferner Bernard, der überall, auch im Ellipsoid, ein Netzwerk findet, von dem ich mich aber nicht überzeugen konnte. Es gehen wohl Fäden von den Spiralfibrillen zur Wand des Innenglieds (siehe unten) ab, von einem Netzwerk kann aber keinesfalls gesprochen werden. Hesse sah spiral verlaufende Fibrillen angedeutet im Ellipsoid, vermochte sie aber nicht scharf zu unterscheiden. Ich selbst hielt das Ellipsoid 1902 für eine rein granuläre Einlagerung ins Innenglied und glaubte die darunter erkannten Fibrillen seitlich an ihm vorbei verlaufen und in die Membran eintreten zu sehen, was aber die neuerliche Untersuchung als irrtümlich erwiesen hat.

Das Außenglied (Fig. 1 und 2) ist von äußerst kompliziertem Bau. Bekannt sind die außen verlaufenden, von Hensen entdeckten und von Max Schultze ausführlich beschriebenen feinen longitudinalen (oder ganz schwach gewunden, in sanfter Schraubenwindung aufsteigenden) Fibrillen, deren ca. 20—25 vorhanden sind und unter denen eine von besonderer Stärke ist (Hesse, Kolmer, Held). Diese Wandfibrillen sind bald für Stützapparate, bald für nervös gehalten worden. Von ihrer fädigen Natur überzeugen Querschnitte am besten (siehe Fig. 2); über ihre funktionelle Bedeutung siehe weiter unten. Vom Stäbcheninnern sind sichere Strukturen bis jetzt nicht bekannt geworden. Man weiß nur, daß die intra vitam homogene Achsensubstanz bei Konservierung mit Osmiumsäure und Essigsäure zum Zerfall in quere Plättchen neigt (M. Schultze). Ritter gab eine, Hensen drei axiale longitudinale und Krause (95) mehrere spirale Fibrillen an, ohne daß diese Autoren jedoch deren Existenz überzeugend hätten dartun können. Auch Hesse vermutet spirale Fibrillen und Bernard beschreibt ein Netzwerk, wovon auch bereits Hensen Andeutungen sah. Ich selbst konnte mich von inneren Fibrillen 1902 nicht überzeugen. Und doch hätte ich es bereits damals gekonnt, denn die hier in Fig. 1 und 3 dargestellten inneren spiralen Fibrillen sind zum Teil

nach meinen alten Präparaten gezeichnet. Ich unterschied früher nicht scharf genug zwischen inneren und äußeren Fibrillen, weil mir gute Flächenschnitte durch die Retina (Querschnitte der Stäbchen) fehlten, obgleich mir doch bereits die oft auffallende spirale Krümmung und tiefe Lage mancher Fibrillen aufgefallen war. An Stabquerschnitten sieht man nun folgendes überraschendes Bild (Fig. 2).

Es zeigen sich radial verlaufende, feine, an gut geschwärzten Präparaten überraschend deutlich hervortretende Fibrillen, die sich gegen innen hin zu mehreren (ca. 5, 6) stärkeren Fibrillen sammeln, die ihrerseits nicht radial, sondern longitudinal und zugleich spiral gewunden verlaufen. Davon überzeugt man sich durch Heben und Senken des Tubus. Die radialen Fibrillen sind nichts als kurze Zweige der Längsfibrillen — im folgenden seien sie als quere Zweige bezeichnet —, die im ganzen Verlauf von letzteren entspringen und direkt, in querer Richtung, zur Stäbchenwand verlaufen, an deren Längsfibrillen (Wandfibrillen) sie herantreten und mit ihnen verschmelzen (sich an sie anheften). Bernard hat übrigens diese Beziehung radial gestellter Fäden seines Netzwerks zu den Wandfibrillen bereits beobachtet und schon Cuccati und Hensen war eine radiale Streifung im Stäbchen bekannt. Die Zweige ordnen sich nicht in bestimmten Niveaus, weder an einer einzelnen Spiralfibrille, noch etwa gar an allen, auf einem Querschnitt wahrnehmbaren; immerhin verteilen sie sich doch ziemlich gleichmäßig, und da manchmal die Wandfibrillen an ihren Insertionsstellen leicht körnig verdickt erscheinen (was auch Bernard schon sah, siehe auch meine Histologie), so ergibt sich auf solche Weise eine Art oberflächlicher Querstreifung des Stäbchens. Auch ist unstreitig auf ihre Anwesenheit der Plättchenzerfall der Stäbchen zurückzuführen. Entweder zerfällt das Stäbchen innerhalb der Zweigniveaus oder zwischen diesen — ich halte letzteres für wahrscheinlicher; jedenfalls aber zerfällt nicht eine von den Zweigen und Spiralfibrillen unabhängige axiale Substanz. Denn eine solche, die den Plättchenzerfall erklären könnte, ist gar nicht vorhanden; vor allem distalwärts ist ein innerer fibrillenfreier Raum im Stäbchen überhaupt nicht nachweisbar (Fig. 2 *c* und *b*); aber auch basalwärts (Fig. 2 *a*) lassen sich gelegentlich Andeutungen von Fibrillen ganz im Innern erkennen, von denen es fraglich bleibt, ob sie selbständige Spiralfibrillen oder nur Anastomosen sind.

Somit ergibt sich der bedeutsame Befund, daß die anscheinend homogene Achsensubstanz des Stäbchens einerseits aus spiralen Fi-

brillen mit reichlichen Verzweigungen und andrerseits aus einer homogenen Kittmasse besteht, in der die fibrillären Strukturen gewöhnlich gar nicht unterscheidbar sind. Die Kittmasse bedingt zugleich mit der Fibrillenverzweigung den queren Plättchenzerfall. Die Fibrillen gehen am Ende des Stäbchens direkt ineinander über (Fig. 2 *b*) und scheinen auch sonst hie und da zu anastomosieren. Sie sind nur relativ schwach spiral gewunden, wie die Längsschnitte zeigen; aber gerade durch die spirale Krümmung unterscheiden sie sich scharf von den Wandfibrillen, die ganz gestreckt verlaufen. Von den Zweigen macht man sich an Längsschnitten schwer eine klare Vorstellung. Nur selten sieht man Bilder, wie Fig. 1 *a*, die deutlich den queren Verlauf der Zweige und ihre Insertion an den Wandfibrillen (*äu fi*) zeigen. Hier macht es den Eindruck, als bestünde das Stäbchen peripher aus Waben von regelmäßiger Anordnung. Aber dies Beispiel lehrt nur wieder einmal, wie leicht man dort Waben sehen kann, wo nicht die Spur wabiger Struktur vorhanden ist. An den Querschnitten sieht man die Zweigfibrillen einzeln so deutlich — ich mache vor allem auf Fig. 2 *d* aufmerksam — daß die scheinbare Ausbildung geschlossener Alveolen an den Längsschnitten nur auf Reagentieneinwirkung und Schwierigkeit optischer Auflösung des Bildes zurückzuführen ist. Übrigens betone ich, daß auch an Längsschnitten die Fadennatur der Zweige stellenweise ganz sicher zu erkennen ist.

Am schwierigsten fällt die Beurteilung des Zusammenhangs der Spiralfibrillen im Außenglied mit denen des Innengliedes. Fig. 3 *b* belehrt über das, was ich beobachten konnte. Man sieht den hellen Raum zwischen Innen- und Außenglied (Grenzvakuole) durchsetzt von einer ganz kurzen, dicken Spiralfaser, die, wenn geschwärzt, oft überraschend deutlich — wie ein Punkt, der eine kurze Strecke in Höhe und Tiefe weiterläuft — hervortritt, sonst aber gar nicht wahrgenommen wird und die sich gegen das Ellipsoid und gegen das Außenglied hin in mehrere sehr feine, sich nicht deutlich schwärzende Fäden auflöst, welche ihrerseits zu den Spiralfibrillen der Glieder in Beziehung zu stehen scheinen. Die vollkommen einwandfreie Feststellung dieses Zusammenhangs war mir nicht möglich, doch scheint mir ein Zweifel am Zusammenhang überhaupt ausgeschlossen, wenn er sich auch vielleicht komplizierter gestalten dürfte, als es hier geschildert ward. Ich sah gelegentlich an der Grenze der Vakuole am Außenglied eigenartige geschwärzte Strukturen, die ich nicht klar zu deuten wußte und auf deren Schilderung ich daher hier lieber verzichte.

Wenn wir den Aufbau der Stäbchenzellen im ganzen überblicken, ergibt sich die Anwesenheit mehrerer (mindestens fünf) spiral gewundener, im allgemeinen deutlich longitudinal aufsteigender Fibrillen, die im Zell- und Stabinnern gelegen sind und sich von der faserig aufgelösten Zellbasis bis ans Stäbchenende verfolgen lassen. Während im eigentlichen Zelleib unterhalb des Kerns und im eigentlich auch zum Zelleib gehörigen, durch das Ellipsoid charakterisierten Innenglied des Stäbchens die Fibrillen deutlich gesondert erscheinen, höchstens im Innenglied durch feine Brücken mit den gleich zu erwähnenden Wandfibrillen verbunden sind, sehen wir im Außenglied nicht allein Anastomosen, die am Stabende einen Zusammenhang aller Fibrillen vermitteln, sondern auch massenhaft kurze, quer gestellte Zweige, die sich färberisch ganz wie die Spiralfibrillen selbst verhalten und an die Wandfibrillen in ziemlich regelmäßiger Anordnung herantreten. Am schwierigsten zu beurteilen ist der Übergang vom Innen- aufs Außenglied, doch ist eine Verbindung der ober- und unterhalb gelegenen Fibrillen miteinander, wenn auch nicht ganz bis in die letzten Einzelheiten analysierbar, so doch angedeutet, da sich entsprechende Strukturen in der Grenzvakuole vorfinden. Im Ellipsoid und im Außenglied sind die Fibrillen in eine spezifische Hüllsubstanz eingebettet, in der sie für gewöhnlich gar nicht mit Sicherheit unterschieden werden können.

Die Wandfibrillen gehören nicht zur Stäbchenzelle und sind keine Neurofibrillen. Davon habe ich mich mit voller Sicherheit überzeugen können. Sie hängen vielmehr mit den Endfibrillen der MÜLLERschen Stützfasern zusammen, wie ja schon von M. SCHULTZE angegeben und neuerdings von HESSE und BORYSIEKIEWICZ angenommen wurde. Wichtig sind vor allem SCHULTZES Angaben, doch will ich zunächst meine eigenen Befunde darstellen. Die MÜLLERschen Stützfasern erweisen sich in der Retinazellschicht, wo ihre Kerne liegen, als aus Summen gestreckter Stützfibrillen, die sich intensiv schwärzen, bestehend und lösen sich in der Sehzellschicht pinselartig in ihre einzelnen fibrillären Komponenten auf, die minder deutlich hervortreten, aber doch an günstigen Stellen leicht nachweisbar gestreckt, zwischen den Sehzellen, zur Limitans aufsteigen, die, wie ich in meiner Histologie darstellte und es ja auch im allgemeinen angenommen wird, überhaupt nichts anderes repräsentiert als die körnig geschwellten zellulären Enden der Fibrillen. Die Körner bilden Schlußleisten, die an der Grenze der Stützzellen entwickelt sind und die Sehzellen einrahmen. Die Fibrillen enden nun in Wahrheit an den Schlußleisten nicht, sondern

setzen sich in die Wandfibrillen der Stäbchen (und Zapfen) fort. Das ist unschwer festzustellen, da, wie bekannt, die Membranen der Stäbchen auf den Schlußleisten aufruhen (Fig. 5, *a b*). Nun sind aber die Wandfibrillen von der Limitans an bis ans Stäbchenende ununterbrochene Gebilde und folglich gehören die Membranen, in denen sie verlaufen (siehe Fig. 2 *d*, *e*, *f*), nicht zu den Sehzellen, sondern zu den Stützzellen.

M. Schultze erkannte 1869 die erwähnte Kontinuität der Wandfibrillen von der Limitans an distalwärts und sah auch, daß sie sich proximalwärts in feine Fäserchen fortsetzen, die von den Sehfasern unabhängig erscheinen. Da er diese Fäserchen für nervös hielt, so glaubte er auch in den Wandfibrillen Nervenfibrillen sehen zu dürfen. Es fiel ihm dabei auf, daß diese Fibrillen in kurzer Entfernung von der Limitans sich am mit Osmiumsäure fixierten Material leicht von den Innengliedern ablösen, so daß dann der Limitans pallisadenartige, in Kreisen geordnete Stiftchen aufsitzen, die er als Faserkörbe bezeichnete. Da ihm nun eingewandt ward, daß die unterhalb der Limitans gelegenen Fäserchen nicht nervöser Natur, sondern Bindegewebe (richtiger: Stützgewebe) seien, unterschied er in seiner zweiten Arbeit (1871) die Faserkörbe scharf vom übrigen am Innenglied gelegenen „Fadenapparat“, der nervöser Natur sein sollte, brachte sie jedoch in wenig glücklicher Weise in Beziehung zu den Wandfibrillen der Außenglieder. Weil Schultze die Fibrillen der Innenglieder durchaus für nervös halten „wollte“ — da er die fibrilläre Struktur der nervösen Substanz vertrat —, so „durften“ die mit den Müllerschen Stützfasern zusammenhängenden Faserkörbe, die sicher nicht nervös waren, nicht mit ihnen zusammenhängen, obgleich in der ersten Arbeit gerade dieser Zusammenhang klar erkannt und hervorgehoben worden war. Wir sehen in diesem Ansichtswechsel ein glänzendes Beispiel des Einflusses der Theorie auf die empirische Beobachtung, dem wir uns niemals ganz entziehen können.

Die Faserkörbe verhalten sich in mancher Hinsicht abweichend von den Stabmembranen. Sie schwärzen sich mit der Golgi-Methode, färben sich auch sonst leicht abweichend — so zeigt sie Fig. 8 an einem etwas überfärbten Heidenhain-Präparat besonders intensiv, wenigstens etwas oberhalb der Limitans, tingiert — und lösen sich, wie erwähnt, leicht von den Membranen ab. Meiner Ansicht erklärt sich das sehr einfach daraus, daß an der betreffenden Grenze eine Umordnung der Fäden stattfindet. Unterhalb der Grenze, bis zur Limitans hin, erscheinen sie den Territorien der Stützzellen, von

denen sie ja stammen, zugeordnet; oberhalb ordnen sie sich den perzipierenden Apparaten zu, indem sie in deren Umkreis zu Membranen verkleben. Es leuchtet ohne weiteres ein, daß die Grenzstelle besonders geeignet für Zerreißungen an Isolationspräparaten sein dürfte, besonders da ja die Neurofibrillen in Beziehung zu den Wandfibrillen — vor allem im Außengliede — treten.

Wie bereits angegeben, ist unter den Wandfibrillen eine besonders stark. Sie verläuft bei allen Außengliedern im allgemeinen an der gleichen Seite und es sind ihr, wie Querschnitte lehren, immer mehrere radiale Zweige zugeordnet. Schon Hesse sah sie und gibt an, daß sie sich auch auf die Membran der Innenglieder fortsetzt. Ich glaube gleiches gelegentlich beobachtet zu haben, vermag aber im allgemeinen die starke Fibrille am Innengliede nicht mehr zu unterscheiden, nur an der Grenzvakuole. Kolmer stellte sie durch die Bielschofsky-Methode überraschend deutlich dar, aber auch nur am Außengliede; am Innengliede erkannte er nur ein von der Endstelle der Fibrille ausgehendes, zarteres und weniger intensiv gefärbtes Fäserchen, das er durch die ganze „feinnetzige" Substanz des Innengliedes in schiefem Zuge hindurch verfolgte. Entsprechend dieser Angabe dürfte man erwarten, daß nicht alle Neurofibrillen auf die hier beschriebene Weise aus dem Innenglied ins Außenglied übertreten, sondern sich zum Teil auch an die basale Endstelle der dicken Wandfibrille anlegen und wohl erst von hier aus in das Stabinnere einstrahlen. Gewisse Bilder, die ich erhielt, legen mir diese Auffassung, die ich übrigens nur ganz als Hypothese vortrage, nahe.

Problematisch bleibt die funktionelle Bedeutung der Neurofibrillenzweige in den Außengliedern, die zur Membran in Beziehung stehen. Ich glaube nicht, daß diese Zweige nervöser Natur sind, da etwas Homologes von andern Sinneszellen nicht bekannt ist, kann aber als Beweis dieser Auffassung nur die nichtnervöse Natur der Wandfibrillen, mit denen sie innig verschmelzen, ferner die Anastomosenbildung der Neurofibrillen und den Zusammenhang der letzteren untereinander am Stabende anführen. Ich glaube, daß im Stab eine Art Neurofibrillengitter, wie es sonst in der Umgebung der Kerne in Nerven- und Sinneszellen oft beobachtet wird, vorliegt. Dieser Geschlossenheit der sicher nervösen Substanz scheinen mir die massenhaften Verbindungen der Fibrillen mit der Membran zu widersprechen, wenngleich allerdings auch nicht einzusehen ist, warum gerade in den Stäbchen mit ihrer dichten Kittsubstanz zahlreiche stützende Beziehungen zur Umgebung notwendig sein sollten, wäh-

rend sie in den Zapfen, die solcher Kittsubstanz zu entbehren scheinen, ganz fehlen. Somit muß die Frage nach der Natur der Fibrillenzweige zur Zeit noch offen bleiben.

II. Grüne Stäbchenzellen.

Neben den violettroten Stäben unterschied man schon zeitig (Ritter 1859) keulenförmige Stäbe von grüner Farbe, die etwas tiefer in die Pigmentschicht hineinragen. Betreffs des allgemeinen Aufbaus verweise ich auf meine Histologie; über die feineren Strukturen habe ich kurz folgendes auszusagen. Die stets intensiv sich schwärzenden grünen Stäbe zeigen immer deutliche fibrilläre Strukturen (Fig. 6), indessen ist es sehr schwer, den Fibrillenverlauf genauer zu analysieren. Im langgestielten Innenglied sieht man ca. 4 spirale Fibrillen, die auch das Ellipsoid aufbauen, wobei sie sich, wie es scheint, in weitere Spiralwindungen legen und im Zentrum der Grenzvakuole in schwer deutlich erkennbarer Weise (Fig. 6 *c* und *d*) ins Außenglied übertreten. Im Außenglied zeigen gute, stark differenzierte Quer- und Längsschnitte mehrere longitudinal und stark spiral gewunden verlaufende Fibrillen, von denen gleichfalls Zweige, die aber wenig regelmäßig verteilt sind, zur Membran abgehen (Fig. 2 *g*, *gr*, *st*.). Somit würden die grünen Stäbe prinzipiell den gleichen Bau wie die roten zeigen, doch gelang es mir nicht, alle Zweifel völlig sicher zu beheben. Immerhin scheint mir der nicht selten sich aufdrängende Gedanke, daß die Neurofibrillen das Außenglied nicht longitudinal, sondern in schraubigem Verlaufe durchsetzen, unhaltbar, besonders bei Berücksichtigung des in Fig. 6 *a* dargestellten Elementes.

Über den Fibrillenverlauf unterhalb des Kerns und neben ihm kann ich nichts Sicheres aussagen. Eine Membran des Innen- und Außengliedes ist vorhanden und scheint nicht wesentlich von der der roten Stäbe verschieden. In der Literatur finden sich über die feinere Struktur der roten Stäbe keine genaueren Angaben; in meiner Histologie (1902) habe ich die Neurofibrillen bereits als „starke und vielleicht sich regelmäßig spiralig windende“, die ganze Dicke des Gebildes durchsetzende Elemente beschrieben.

III. Zapfenzellen. (Fig. 7.)

Hier kann ich mich gleichfalls kurz fassen. In den Zapfen sind schraubig verlaufende Neurofibrillen leicht festzustellen und schon von Krause, entsprechend den Befunden Ritters (1891)

an den Zapfen vieler anderer Wirbeltiere, erkannt worden. Hesse hat sie eingehend beschrieben und ich sie in meiner Histologie erwähnt. Mit Hesse scheinen mir drei Fibrillen, die dicht nebeneinander verlaufen, vorhanden zu sein, doch konnte ich mit Sicherheit nur zwei unterscheiden (siehe vor allem Fig. 7 *d*). Der Übertritt der Fibrillen vom Außen- ins Innenglied erfolgt in der Wand der Grenzvakuole, in der Fig. 7 *c* eine deutliche Spirale eingelagert zeigt. Auch im Ellipsoid sind schraubig verlaufende Fibrillen oft deutlich zu sehen (Fig. 7 *b* und *c*). Ritter sprach von einem Wunderknäuel unendlich verschlungener Windungen im Innenglied der Zapfen; Hesse hat den schraubigen Verlauf im Ellipsoid erkannt. Unterhalb des Ellipsoids ist der Fibrillenverlauf mehr gestreckt. Von der Region des Kerns und vom breiten Zellsockel kann ich keine genauen Angaben machen, da hier die Konservierung ungenügend erschien. Zarte Fibrillen ließen sich wohl in lockerer Anordnung unterscheiden, wie aber ihr Verlauf ist, war nicht sicher zu ermitteln.

Membranen sind an den Zapfen gut festzustellen und enthalten, wie bekannt (Hesse u. a.), auch zarte Wandfibrillen, darunter — am Außenglied — eine auffallend dicke, wie von Kolmer gezeigt ward. Verzweigungen der Fibrillenschrauben lassen sich nicht unterscheiden und ich möchte eben aus diesem Grunde, wie bereits erwähnt, auch den Zweigen der Stabfibrillen keine nervöse Bedeutung zuschreiben.

Nachtrag. Ganz neuerdings hat auch G. Retzius die Kolmersche Wandfibrille beobachtet und darauf aufmerksam gemacht, daß sie vor Kolmer auch von Fürst gesehen wurde. Fürst fand an ihrer Basis einen Diplochonder, den Retzius gleichfalls wahrnahm; ich habe ihn an den Eisenhämatoxylinpräparaten nicht auffinden können.

Wien, 29. März 1905.

Literaturverzeichnis.

1901. Bernard H. M., Studies in the Retina. Rods and Cones in the Frog and in some other Amphibia; in Quart. Journ. Micr. Sc. (N. S.), Vol. XLIV.

1903. — Studies in the Retina. Ibidem, Vol. XLVI.

1899. Borysiekiewicz M., Beiträge zum feineren Bau der Netzhaut des Chamaeleo vulgaris. Wien, Deuticke.

1886. Cuccati G., Sur la structure rayonnée du segment externe des bâtonnets rétiniens; in Arch. ital. Biologie, T. VII.

1904. Fürst C. M., Zur Kenntnis der Histogenese und des Wachstums der Retina; in Lunds Univers. Årsskrift, Bd. 40, Afd. 1.

1904. Held H., Zur weiteren Kenntnis der Nervenendfüße und zur Struktur der Sehzellen; in Abhandl. math.-phys. Kl. k. Sächs. Ges. Wiss. Bd. 29, Nr. 2.

1867. Hensen V., Über das Sehen in der Fovea centralis; in Arch. path. Anat. Phys., Bd. XXXIX.

1903. Hesse R., Über den Bau der Stäbchen und Zapfen der Wirbeltiere. Verh. D. Z. Gesellsch. Würzburg.

1904. — Über den feineren Bau der Stäbchen und Zapfen einiger Wirbeltiere; in Z. Jahrb., Suppl. VII.

1904. Kolmer W., Über ein Strukturelement der Stäbchen und Zapfen der Froschretina; in Anat. Anz., Bd. XXV, Nr. 4.

1892. Krause W., Die Retina. II. Die Retina der Fische. III. Die Retina der Amphibien; in Internat. Monatsschr. Anat. Phys., Bd. IX.

1893. — Die Retina. IV. Die Retina der Reptilien. V. Die Retina der Vögel. Ibidem Bd. X und XI.

1895. — Die Retina. VI. Die Retina der Säuger. Ibidem. Bd. XII.

1859. Ritter C., in Archiv f. Ophthalmologie, Bd. V, Abt. II.

1891. — Zur Histologie der Zapfen der Fischretina; in Internat. Monatsschrift Anat. Phys., Bd. VIII.

1891. — Studien über die Stäbchenschicht der Vögel. Ibidem.

1902. Schneider K. C., Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Jena.

1869. Schultze M., Über die Nervenendigungen in der Netzhaut des Auges bei Menschen und bei Tieren; in Arch. mikr. Anat., Bd. V.

1871. — Neue Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Retina; in Arch. mikr. Anat., Bd. VII.

Figurenverzeichnis.

Alle Figuren sind mit dem Zeichenapparat gezeichnet. Die Vergrößerungen mittelst homogener Immersion $^1/_{12}$ von Leitz und Okularen 2, 4 oder 8 und 12 (Zeisssche Kompensationsokulare) sind abgekürzt bei jeder Figur angegeben.

Fig. 1. Rote Stäbe längs. *a*, *b* und *c* bei $^1/_{12}$, 4, *d* bei $^1/_{12}$, 8. Zeigt die Neurofibrillen *(i fi)* und ihre Zweige, in *a* auch die Wandfibrillen an der Stabbasis *(aü fi)*.

Fig. 2. Rote Stäbe quer. *a—c* und *g* bei $^1/_{12}$, 4, *d—f* bei $^1/_{12}$, 12. 2*c* nahe, 2*b* unmittelbar am Stabende, 2*e* nahe der Basis des Außenglieds, 2*f* Innenglied, 2*g* zeigt ein rotes *(r. st.)* und ein grünes Stäbchen *(gr. st.)* im Außenglied quer geschnitten. Man unterscheidet die Wand- und inneren Neurofibrillen, letztere mit ihren Zweigen; in 2*f* im Innern das Ellipsoid basal getroffen. Die dicke Kolmersche Wandfibrille ist in 2*c*, *d*, *e* und *g (r. st.)* dargestellt.

Fig. 3. Rote Stäbe längs basal, Übergang zum Innenglied. Bei $^1/_{12}$, 4. In 3*a* Übertritt der Kolmerschen, in 3*b* Übertritt der Neurofibrillen.

Fig. 4. Stabellipsoid aufgefasert. Bei $^1/_{12}$, 4.

Fig. 5. Innenglieder und untere Zellteile der roten Stäbchenzellen. Bei $^1/_{12}$, 4. Überall die körnige Limitans mit den an sie herantretenden Endfibrillen der Müllerschen Stützfasern (vor allem *b*) und deren Fortsetzungen in die Stabmembranen (vor allem *a* und *b*). Die Neurofibrillen des Innenglieds besonders an *e*, die des Zelleibs an *b*, *c* und *d* (an *b* Zusammenhang der Innengliedfibrillen mit den tiefer gelegenen). In *c* und *d* lokal der körnige Zerfall der Fibrillen angedeutet; in *a* die Brückenbildung zur Membran.

Fig. 6. Grüne Stäbe längs (in 2*g* quer). Bei $^1/_{12}$, 4. In *a* und *c* vor allem deutlich die Fibrillen des Außenglieds, in *c* und *d* Übertritt ins Ellipsoid, in *b* Fibrillen des Ellipsoids. Die Stielfibrillen vor allem in *b*.

Fig. 7. Zapfen längs. Bei $^1/_{12}$, 4. Zwei Fibrillenschrauben in 7*d* zu unterscheiden; in *c* Spiralfibrille an Grenzvakuolenwand übertretend, in *b* und *e* Fibrillen des Ellipsoids, in *d* rechts über Grenzvakuole die Kolmersche Fibrille angedeutet.

Fig. 8. Übersicht zur Darstellung der Faserkörbe. Bei $^1/_{12}$, 2.

———

Plasmastruktur und -bewegung bei Protozoen und Pflanzenzellen.

Von

Dr. Karl Camillo Schneider,

a. ö. Professor an der Universität Wien.

(Mit 4 Tafeln.)

Vorwort.

Nachdem ich mich lange und eingehend mit der Zellstruktur der Metazoen beschäftigt, lockte es mich, auch das Protozoen- und Pflanzenplasma genauer kennen zu lernen. Hier war ja günstige Gelegenheit zur Untersuchung lebenden Materials geboten, ein Vorzug, der bei den Metazoenzellen meist schmerzlich vermißt wird; hier durfte auch erwartet werden, möglichst einfache Verhältnisse zu finden, wenigstens bei den Amöben, die ja an der Wurzel des Organismenreiches stehen. Hier war ferner der klassische Fundort „wabigen“ Plasmas, denn wenn man eine Arbeit über Protozoen liest, so begegnet man keiner Wendung häufiger und sicherer als der: „das Plasma zeigte wabige Struktur“. Ich bin ein überzeugter Gegner der „Schaumstruktur“ bei Metazoenzellen, wie ich ja bereits 1891, vor allem aber 1902 in meiner Histologie und 1903 im Vitalismus dargelegt habe. Auch für die Protozoen und Pflanzen habe ich niemals an eine Schaumstruktur glauben können, wollte aber diesem Glauben endlich eine solide Basis verschaffen oder ihn eventuell über Bord werfen, und so machte ich mich denn im Herbst letzten Jahres an die Arbeit. Ich gestehe offen, daß ich nicht erwartete, zur Bütschlischen Lehre bekehrt zu werden; und in der Tat ist dies auch nicht eingetreten. Aber in einem Punkte sind meine Anschauungen doch abgeändert worden: ich überzeugte mich, daß ein formbeständiges Gerüst in Zellen ganz fehlen kann. Bei den Amöben fehlt jede Spur eines fädigen Gerüsts oder kommt doch nur in ganz vereinzelten Fällen vor (falls sich gewisse Angaben bewahrheiten sollten). Bei anderen Protozoen ist ein Linom dagegen vorhanden und bei vielen bereits intra vitam mit voller Sicherheit nachweisbar. Mir erscheinen die Befunde, die ich mitzuteilen habe,

auch für das Verständnis der Metazoenzellen nicht unwichtig; sie sind mir aber auch in anderer Hinsicht noch wichtig, da sie mich in meinem vitalistischen Standpunkte bestärkten. Ich muß all die Oberflächenspannungs- und Quellungstheorien als unzulängliche ablehnen; nichts scheint mir nach meinen Beobachtungen gesicherter als die Existenz einer „lebenden Substanz" im Sinne meines Vitalismus, in der eine vitale Energie lenkend in den materiellen Energiestrom eingreift. Die vitale Energie ist keine Entelechie, kein geistiges Agens, wie Driesch glaubt, dessen Definitionen ich nach wie vor ablehnen muß; sie ist vielmehr aufs innigste an den Stoff gebunden, zu dessen chemischem Umsatz sie ebenso in bestimmter Beziehung steht wie andere Energien, d. h. bestimmte chemische Vorgänge können sich im Organismus nur unter Beteiligung vitaler Energie abspielen, vergleichsweise wie andere chemische Vorgänge anderorts sich nur unter Mitwirkung physikalischer Energie vollziehen. Wie durch letztere zugleich die Richtung des chemischen Umsatzes mit bestimmt wird, so auch durch die vitale Energie, die somit im Stoffwechsel des Organismus am auffälligsten als Lenkung erscheint, wenn darin auch ihr Wesen bei weitem nicht erschöpfend zum Ausdruck kommt. Von dieser vitalen Lenkung ist die geistige, die unter ganz anderen Bedingungen sich äußert, scharf zu unterscheiden (siehe meinen Artikel: Vitalismus, im Biologischen Zentralblatt, Bd. 25, Nr. 11, 1905).

Mit Absicht habe ich meinen vitalistischen Standpunkt (siehe den Schlußparagraphen) gleich im Vorwort zum Ausdruck gebracht, weil ich der Ansicht bin, daß gar nicht scharf und eindringlich genug gegen das mechanistische Dogma Stellung genommen werden kann. Es wird endlich einmal Zeit, daß man an die Beurteilung der Lebensvorgänge unvoreingenommen, mit unbefangener Wertschätzung der Probleme, die doch so offenkundig von allen Problemen der anorganischen Welt sich unterscheiden, herantritt. Wer sich mit gewissen unwesentlichen Analogien der vitalen Vorgänge zu materiellen Prozessen zufrieden gibt und in ihrer Feststellung glaubt, die Rätsel des Lebens gelöst zu haben, der hat meiner Ansicht nach die Probleme überhaupt nicht erfaßt. Jedenfalls sehe ich immer deutlicher ein, wie weit die Kluft ist, die Lebendiges vom Leblosen trennt.

Meine Arbeit gliedert sich in vier Teile, deren erster die Foraminiferen, Radiolarien und Heliozoen (Linodromen), deren zweiter die Gymnamöben und Thekamöben (Hyalodromen), deren

dritter die Infusorien, Gregarinen und Metaphyten behandelt, während der vierte eine Kritik der vorliegenden Struktur- und Bewegungstheorien des Plasmas und meine eigenen theoretischen Anschauungen bringt. Von jeder der erwähnten Gruppen wurden ein oder mehrere bzw. eine größere Zahl von Vertretern untersucht.

Wien, am 14. März 1905.

Inhaltsverzeichnis.

I. ABSCHNITT.

Linodroma.

Die Wahl der Bezeichnung Linodroma wird näher im folgenden Abschnitt § 9 begründet werden. Ich fasse unter Linodromen die Foraminiferen, Radiolarien und Heliozoen zusammen, also jene Protozoengruppen, die man mit den nackten und beschalten Amöben zu den Rhizopoden vereinigt. Die Amöben kommen im folgenden Abschnitt (Hyalodroma) zur Besprechung. Unter den Linodromen seien hier wieder die Foraminiferen und Radiolarien als Reticulosa (Retikulaten) zusammengefaßt und von den Heliozoen, die unter *B* berücksichtigt werden, unterschieden. Ich beginne mit den Reticulosen, weil sie meiner Ansicht nach ein ausgezeichnetes Objekt zur Einführung in das Studium der Bewegungserscheinungen sind. Erwähnt sei allerdings, daß die eigentliche Ursache der Linombewegung, deren Eigentümlichkeit in diesem Abschnitt beschrieben wird, in dieser Arbeit überhaupt nicht eingehend (nur nebenbei in § 20) Erörterung findet, hier vielmehr nur die Hyalombewegung ausführlich behandelt wird. Über die Bewegung geformter Strukturen (Zilien, Geißeln, Gerüstfäden, Polstrahlen, Myoneme, Muskelfasern) soll eine spätere Arbeit handeln.

A. Filopodien der Reticulosa.

§ 1. Filar- und Perifilarsubstanz.

Ich leite die Betrachtung mit Darstellung der Pseudopodien von *Polystomella striata* ein, die ich eingehend zu studieren Gelegenheit hatte. Andere Foraminiferen, mit Ausnahme von *Hyalopus dujardini*, der im § 2 berücksichtigt wird, standen mir leider nicht zur Verfügung, doch schließen sie sich, wie aus der Literatur hervorgeht, aufs engste an Polystomella an, so daß, was hier ausgesagt wird, vollinhaltlich auch für sie gelten dürfte. Von Radiolarien untersuchte ich gut (in Flemmingscher Flüssigkeit) konserviertes Material von *Thalassicolla nucleata* aus Neapel, das meine Befunde an Polystomella durchaus bestätigte.

Die aus der Schale durch die zahllosen Pylome (Schalenporen) hindurch austretenden Filopodien der *Polystomella striata* (Fig. 1) sind sämtlich von gleicher, sehr geringer Stärke und erreichen eine bedeutende Länge (bis zu 1 *mm* und mehr). Sie wachsen als feine Stäbchen (Fäden) starr und frei ins Wasser hinein. wenden sich nach verschiedenen Richtungen hin, werden zum Teil winklig,

manchmal unter fast rechtem Winkel abgebogen und legen sich meist in größerer Zahl zu platten Strängen zusammen, die mit irgend einem Stützpunkt am freien Ende verkleben. An der Berührungsstelle ändern die Stränge gewöhnlich wesentlich ihre Beschaffenheit. Während in ihnen die Podien völlig gestreckt, leicht gegeneinander konvergierend verlaufen, sieht man nun in Verlängerung des Stranges nur relativ wenige gestreckte Podien oder Podienbündel, die weiter wachsen oder im Wasser umhertasten, gleichsam Anschluß an andere Ausbreitungsbezirke suchend; im allgemeinen lösen sich vielmehr die Strangfäden in ein Netzwerk auf, das seine Form ununterbrochen ändert. Solche Netze treten auch in Verbindung mit benachbarten Netzbildungen, kurzum, es ergeben sich die mannigfaltigsten Bilder, wie sie ja schon von zahlreichen Autoren, vor allem von M. SCHULTZE, ausführlich geschildert wurden.

An den Netzen (Fig. 1*a* und *b*) beobachtet man Fäden von außerordentlicher Dünne, die jedoch, trotz ihrer Fähigkeit, sich zu krümmen, gelegentlich auch sich zu schlängeln, ebenso starr erscheinen wie die Filopodien selbst. Liegen die Netze direkt am Deckglas an, so lassen sich bei Anwendung stärkster Vergrößerungen (hom. Immersion $^1/_{12}$, Kompensationsokulare 8, 12 und 18) folgende wichtige Befunde feststellen.

Die Fäden unterschreiten niemals eine bestimmte minimale Dicke. Die dünnsten Fäden seien Elementarfäden genannt; sie spielen bei der Netzbildung die Hauptrolle. Die Elementarfäden sind von einem äußerst dünnen Flüssigkeitshäutchen überzogen, das als Perifilarsubstanz bezeichnet werden soll. An freien Fäden unterscheidet man dies Häutchen (in dem die Körnchen sich bewegen) nicht mit Sicherheit, man bekommt es aber oft an Gablungsstellen der Filipodien als schwimmhautartige Querverbindung, vor allem schön aber an manchen engen Netzstellen zu Gesicht, wo es sich flächenhaft zwischen den Fäden ausbreitet und die Netzmaschen ausfüllt (Fig. 1*c* und *d*). In diesen zarten Häutchen sind die Elementarfäden zwar minder deutlich als im freien Zustand, doch immer noch mit Sicherheit zu unterscheiden. Man sieht auch, wie sich das Häutchen am Rand, dort wo ein Faden austritt, an diesem spitz auszieht, woraus ohne weiteres auf die flüssige Umkleidung der Fäden geschlossen werden kann (siehe auch bei Körnchenströmung).

Die erwähnten Schwimmhäute, die sich an beliebigen Unterlagen entwickeln und ihnen fest aufliegen, waren bereits M. SCHULTZE (1863) bekannt, doch unterschied er die eigentlichen Fäden nicht,

die bis jetzt überhaupt nicht genau erkannt wurden. Man kann Fäden und Perifilarsubstanz aber auch an den freien Netzmaschen und feinsten Pseudopodien gesondert zur Darstellung bringen, wenn ein Tier mit ausgebreiteten Podien durch heißes Sublimat überrascht und abgetötet wird. Dann erscheinen die Netze im allgemeinen gar nicht verändert, an jedem Netzfaden unterscheidet man aber eine feine fädige Achse, der kleinste Granula in dichter Folge anhaften (Fig. 1 *f*). Diese Granula haben nichts mit den an den lebenden Podien zirkulierenden Körnchen zu tun, die sich viel spärlicher verteilen und auch am konservierten Material erhalten sind; sie repräsentieren vielmehr geronnene Perifilarsubstanz, wie ein Blick auf die gleichfalls erhaltenen schwimmhautartigen Ausbreitungen lehrt. Die gesamte Perifilarsubstanz gerinnt bei Konservierung fein granulär.

Bütschlis Schilderung (1892) der Foraminiferenpseudopodien weicht von der meinen wesentlich ab, insofern er an den Schwimmhäuten eine wabige Struktur gesehen hat. Sowohl am lebenden Objekt (Miliolide) als auch am konservierten *(Discorbina)* findet Bütschli, und auch Schaudinn bei *Calcituba*, ein Maschenwerk, in dem er gesonderte Fäden nicht unterscheidet. Die Annahme eines Maschenwerks am konservierten Materiale ist mir durchaus verständlich, da die bei der Fixierung granulär gerinnende Perifilarsubstanz eine maschige Struktur sehr leicht vortäuschen und wohl auch annehmen kann (siehe über diesen Punkt näheres in § 5). Am lebenden Material sah ich dagegen nie auch die geringste Andeutung solcher Struktur, vielmehr ist die Perifilarsubstanz bei Polystomella durchaus homogen; die Bütschlische Angabe wäre mir nur verständlich, wenn bei Miliola feine Granulationen auch intra vitam (neben den Körnchen) sich nachweisen ließen (siehe darüber § 10). Auch an den stärkeren Podien soll nach Bütschli eine faserig-maschige Struktur hervortreten, doch auch hier konnte ich nur von der Fibrillierung etwas sehen, Maschen waren nirgends nachweisbar, werden höchstens durch die Körnchen oder durch Überkreuzungen der Fäden vorgetäuscht.

Bütschli neigt der Annahme einer festen Pseudopodienachse, ähnlich der an den Heliozoenpodien, zu und schreibt die maschige Struktur der umgebenden fließenden Substanz zu, die auch an den feinsten Pseudopodien strukturiert und zur Bildung von zarten Vorsprüngen, Höckern und Varikositäten befähigt sein soll. Letzterem stimme ich zu (siehe darüber auch in § 3), die Strukturangabe muß ich jedoch zurückweisen. Betreffs der Existenz einer festen Achse lauten die Angaben anderer Autoren verschieden. Bereits M. Schultze

nahm für die Pseudopodien der Milioliden eine festere Achsensubstanz an, die aber nicht scharf von der umgebenden flüssigen Rindenschicht gesondert sein sollte. Auch SCHAUDINN spricht bei *Myxotheca arenilega* nur von einer zäheren Achse, die sich in den Weichkörper fortsetzt. Während LANKESTER für *Chlamydomyxa montana* die feste Beschaffenheit der Podienachse als sehr wahrscheinlich angibt und annimmt, daß die überaus feinen Podien bei Zusammenlegung mit anderen nicht ihre Individualität einbüßen, ihre Achsen sich also dauernd gesondert erhalten, neigt PENARD, der dieselbe Form untersuchte, mehr der Ansicht zu, daß den zäheren Achsen keine dauernde Selbständigkeit zukommt, weil die Pseudopodien an jeder beliebigen Stelle sich verzweigen und auch an Trümmern des Weichkörpers überall entstehen können. Nach meinen Befunden ist an der Präformation der Elementarfäden nicht zu zweifeln und die LANKESTERsche Ansicht richtig. Die Netzbildung und Verzweigung der Podien läßt sich mit diesem Befunde unschwer vereinigen. Ein Zweig oder überhaupt ein Podium wird überall dort entstehen können, wo ein freies Ende eines Elementarfadens gegeben ist. Da nun gar kein Grund vorliegt, annehmen zu müssen, daß die in einem Podium oder Podienstrang gegebenen Elementarfäden gleich lang sind, bzw. gleich weit hervorragen, so kann an jeder beliebigen Stelle ein Zweig gewissermaßen aus dem Podium herauswachsen, ohne daß bei solcher Gelegenheit erst die Bildung eines Achsenfadens eintreten müßte. Wenn man in den Podien auch die einzelnen Achsenfäden (Elementarfäden) intra vitam nicht unterscheiden kann, so spricht doch gegen ihre Neubildung schon die ganze Art der Podienverschmelzung. Man sieht die in beliebiger Richtung sich verlängernden Fäden bei Berührung mit anderen sich winklig umbiegen, an diese sich anlegen, sie unter Umständen wieder verlassen, wobei sich die gegenseitige Berührung ganz lösen kann. Die Verbindung wird hier, ebenso wie bei den häufigen Fadenüberkreuzungen, allein durch die Perifilarsubstanz vermittelt. Übrigens können engere Netzmaschen auch von kürzeren Fadenstücken, die isoliert oder in Plasmaanhäufungen an den Podien, zugleich mit deren Körnern, nur langsamer als diese, entlang gleiten, gebildet werden (siehe in § 3). Schließlich ist zu betonen, daß, so winklig auch der Verlauf der Netzmaschen sein mag, doch im allgemeinen die Hauptrichtung der Maschenfäden mit der Längsachse der Podienstränge, von denen die Netzbildung ausgeht, zusammenfällt.

Wäre der Achsenfaden nicht präformiert, so müßte das freie Ende der Podien sein Bildungspunkt sein und hier unter dem Ein-

fluß des umgebenden Wassers zuströmendes Plasma verdichtet werden. Das wird ja auch von Verworn (1892) und Jensen (1902) angenommen. Verworn brachte die Körnchenströmung zur Bildung der Filopodien in Beziehung. Am wachsenden Filopodium soll sie nur zentrifugal, am sich kontrahierenden nur zentripetal verlaufen. Die durch die Strömung zum wachsenden Podienende zugeführte plasmatische Substanz soll am Ende, das leicht kolbig verdickt ist, liegen bleiben und zur Verlängerung des Podiums Verwendung finden; umgekehrt wird bei der Kontraktion die Plasmasubstanz des Podiums durch die zentripetale Strömung dem Weichkörper zugeführt. Diese Angaben sind vollkommen hinfällig. Schon M. Schultze gab an, daß an sich retrahierenden Podien die zentrifugale Strömung andauert; man kann sich aber auch leicht überzeugen, daß auch am wachsenden Pseudopodium und, wenn es noch so kurz ist, bereits zentripetale Strömung statthat. Die Körnchenströmung ist von den Formveränderungen der Podien vollkommen unabhängig. Beobachtet man den Endabschnitt eines ins Wasser langsam oder relativ schnell vorschießenden Filopodiums oder Elementarfadens, so sieht man an ihm die Körner in gleicher Weise entlang gleiten wie anderorts. Sie laufen bis ans Ende, stocken hier, rasten gelegentlich einige Zeit oder kehren gleich wieder um; auch Plasmaklümpchen können sich am Ende ansammeln, sind für dieses aber durchaus nicht charakteristisch. Das Ende kann durchaus rein fädig sein (gegen M. Schultze). Aus den Beobachtungen erhellt völlig klar, daß die Ursache der Filopodienbildung nicht am Podienende zu suchen ist, vielmehr wird das Podium gewissermaßen aus dem Weichkörper mitsamt den anhaftenden Körnern herausgeschoben. (Näheres über die mögliche Ursache der Filopodienbildung kann in dieser Arbeit nicht ausgesagt werden.)

Die Formveränderungen der Fäden (Knickung, Biegung, Schlängelung) sind sehr mannigfaltige; auch leichte Schwingung ist, z. B. für *Chlamydomyxa* (Penard), angegeben worden. Deutliche Schlängelungen beobachtet man an Strängen, die sich vom Stützpunkt abgelöst haben; sie erscheinen als Beginn der Kontraktion. In Ausstreckung begriffene Podien sind nie geschlängelt, nur winklig gekrümmt. Für gewöhnlich sind alle Formveränderungen langsame, etwas reger nur an Tieren, deren Gehäuse zerquetscht wurde, so daß die Beziehung zum Weichkörper aufgehoben ist. Die Podien können jetzt nicht mehr eingezogen werden und es entwickeln sich aus ihnen immer dichtere Netze, die schließlich so engmaschig wer-

den, daß sich ein Bild ergibt, das mit dem bekannten typischen Strukturbild des Plasmas übereinstimmt. Auch dieser Befund ist von Wichtigkeit. Er lehrt, wie anscheinend netzige Gerüste durch mannigfache Aneinanderlagerung von Elementarfäden entstehen können. Wer gewohnt ist, solche Gerüste wabig zu sehen, wird hier den schönsten Wabenbau, den doch die Genese ganz ausschließt, entdecken können. Dabei lebt das Fadenwerk noch und die Maschen ändern in jedem Augenblick ihre Form (siehe hierzu die Mitteilungen über das Pflanzenplasma in Abschnitt 3, § 16). Auch in den Plasmatropfen, die beim Absterben der Pseudopodien leicht entstehen, unterscheidet man die gerüstigen Einlagerungen, die sich von den Elementarfäden ableiten; von einer wabigen Struktur, vor allem von einem Alveolarsaum kann nicht die Rede sein (gegen Bütschli).

Eine höchst willkommene Ergänzung erhielten meine Befunde an Polystomella durch Befunde an konservierten Radiolarien (*Thalassicolla nucleata*). Während ich von den Polystomellapseudopodien an Schnitten keine günstigen Bilder erhielt, zeigten Schnitte durch Thalassicollapodien, die mit Eisenhämatoxylin behandelt waren (Fig. 3 *a*, *b*, *c*), aufs deutlichste fädige und auch kräftig fibrilläre Strukturen. Fäden und Fibrillen waren an den geschrumpften Pseudopodien in mehr oder weniger enge Windungen gelegt. Sie setzten sich auch in den Weichkörper hinein fort (siehe darüber in § 5) und, da hier die derben Fibrillen allmählich verschwanden, so glaube ich nicht zu irren, wenn ich annehme, daß sie weiter nichts sind als Verklebungen von Elementarfäden, wie es ja auch für die Achsenstäbe der Heliozoen (§ 4) gilt. — Soweit ich urteilen kann, schließen sich meine Befunde aufs beste an die vorzüglichen Mitteilungen R. Hertwigs über die Radiolarienstrukturen an.

§ 2. *Hyalopus dujardini.*

Die von Polystomella mitgeteilten Befunde dürften, soweit ich der Literatur entnehme, für alle Foraminiferen Geltung haben. Eine scheinbare Ausnahme macht nur *Hyalopus dujardini*, eine Foraminiferenform, die früher mit *Gromia oviformis* und anderen Spezies derselben Gattung vereinigt und als *G. dujardini* bezeichnet wurde. Erst Schaudinn (1894) erhob sie auf Grund des bemerkenswerten Verhaltens ihrer Pseudopodien zum Repräsentanten einer besonderen Gattung: *Hyalopus*. Ihre wesentlichen Charaktere sind folgende. Die relativ dicken Pseudopodien zeigen vollkommen hyaline Beschaffenheit, Mangel der Körnchenströmung und sehr geringe Neigung zur Netzbildung. Sie verfließen leicht zu dicken, rundlichen

oder platten Stämmen, die sich verästeln, an Unterlagen zu breiten Schwimmhäuten abplatten und sowohl von diesen wie im übrigen Verlaufe kürzere Fortsätze in fiedriger, geweihartiger, äußerst wechselnder Verzweigung abgeben, wodurch sie oft wie mit verzweigten Dornen dicht besetzt erscheinen. Sowohl die dicken Stämme wie die feineren Pseudopodien vermögen sich zu krümmen und bei beginnender Kontraktion in Windungen zu legen, doch sind alle Bewegungen von auffallender Langsamkeit. Irgend welche fibrilläre, wabige oder körnige Strukturen sind an den ausgestreckten und sich ausstreckenden Pseudopodien nirgens wahrzunehmen. Anastomosen sah ich gar nicht selten.

Erst bei Kontraktion treten Strukturen hervor, die von Bütschli (1892) und Verworn (1896) geschildert wurden. Im sich schlängelnden Pseudopodium sehen beide Autoren Wabenstrukturen hervortreten, die auch dem konservierten Materiale zukommen. Bütschli betont auch einen pelliculaartigen Grenzsaum an den Podien und darunter einen hellen Rand, der ihn auf die Existenz eines Alveolarsaumes schließen läßt. Verworn erwähnt vom sich kontrahierenden Pseudopodium ein Höckrigwerden, dem sich bei heftiger Reizung ein körniger Zerfall anschließt. Das Auftreten von Granulationen am lebenden Material wird auch von Bütschli angegeben, aber nur als Übergang zum Sichtbarwerden einer Netzstruktur gedeutet.

Nach meinen Erfahrungen kommen folgende Veränderungen vor. Das Podium verliert an Glanz und entwickelt leistenartige Vorsprünge von oft regelmäßig spiraligem Verlaufe um eine dünne Achse (Fig. 2*a*) oder Lamelle, zu der es zusammenschrumpft. Je weiter die Kontraktion fortschreitet, um so dichter winden sich die Leisten auf und springen zugleich um so stärker vor. In anderen Fällen verändert das Podium seine Form nicht wesentlich, es treten aber nischenartige Vertiefungen an seiner Oberfläche auf, die ihm ein wabiges Aussehen verleihen (Fig. 2*b*), wobei die Größe der Nischen beträchtliche Differenzen aufweist. Zu echter Wabenbildung im Innern der Podialsubstanz kann es auch kommen, doch geht diese ohne scharfe Grenze in die oberflächliche Nischenbildung über. In allen Fällen handelt es sich um Verdrängung einer flüssigen Substanz, die sich tropfig lokal am Pseudopodium ansammelt, während im übrigen Bereich eine festere Substanz, oft nur in sehr geringer Menge, zurückbleibt, die jenen Leisten und Wabenwänden im Verein mit Resten der Flüssigkeit zugrunde liegt. Es wird bei der Kontraktion eine feste Gerüstsubstanz von an-

haftender zäher Flüssigkeit entkleidet. Schreitet dieser Vorgang weiter fort, was häufig beobachtet wird, so nehmen die stark reliefierten, flüssigkeitsarmen Abschnitte der Podien mehr und mehr den Charakter eines von stark gewundenen Fäden gebildeten Gerüstwerkes an. Gelegentlich kann sich auch die Waben- und Nischenbildung am äußerlich unveränderten Pseudopodium zur Bildung streifiger oder maschiger Gerüste steigern (Fig. 2*c*); erst bei stärkerer Kontraktion geht dann die regelmäßige Kontur des Podiums verloren.

Somit ist die Homogenität der gestreckten Hyalopuspseudopodien nur eine scheinbare und, ebenso wie bei allen anderen Retikulaten, auch hier zwischen einem fädigen Gerüst und einer Perifilarsubstanz zu unterscheiden. Diese letztere ist allerdings weit zähflüssiger als sonst und im optischen Verhalten dem Fadenwerk gleich, so daß erst durch Trennung beider Substanzen bei der Kontraktion das Gerüst deutlich hervortritt. Die Zähflüssigkeit muß auch als Ursache für den Mangel einer Körnchenströmung gelten, denn im Weichkörper finden sich, wie bei allen Retikulaten, Körnchen in großer Menge vor. Weiterhin ist von der Perifilarsubstanz anzugeben, daß sie große Neigung zu granulärer Gerinnung besitzt. Schon auf einen leichten Druckreiz hin kann man in manchen tropfigen Varikositäten der Podien oder in den oft weit ausgedehnten schwimmhautartigen Verbreiterungen Granulationen auftreten sehen, zwischen denen auch helle Vakuolen sichtbar werden. Bei Fixierung gerinnen die Podien augenblicklich granulär (Fig. 2*d*). Ob nun das Auftreten von Granulationen auf Reiz hin auch eine Absterbeerscheinung ist, konnte ich nicht mit Bestimmtheit entscheiden. Gewisse Beobachtungen sprachen dafür, daß die Reizgerinnsel wieder verschwinden können, also nicht den Tod, sondern nur eine vorübergehende Verdichtung in der Perifilarsubstanz andeuten. Wir hätten anzunehmen, daß der Perifilarsubstanz eine submikroskopische granuläre Struktur zugrunde liegt, die einerseits durch Reiz, andrerseits durch Reagentienwirkung vergröbert und derart zu einer mikroskopisch wahrnehmbaren umgewandelt werden kann (siehe hierzu im folgenden Abschnitt § 11).

An gut fixiertem Materiale erhält man über die Gerüststruktur der Pseudopodien den sichersten Aufschluß. Fig. 2*d* und *e* stellen Schnitte durch mit Formol-Salpetersäure fixiertes Material dar, an denen man folgende Strukturen unterscheidet. Zunächst ist ein zarter, homogener Grenzsaum zu erwähnen, der, wie ja auch Bütschli angibt, schon am lebenden Podium hervortreten kann

und nichts als eine Verdichtung der Perifilarsubstanz vorstellt (siehe in Abschnitt 2 Näheres). Ferner erkennt man fibrilläre Strukturen, die oft überraschend deutlich als dicke, gewundene, schwarze (dunkelblaue) Linien hervortreten und durchaus an die entsprechenden Strukturen der Radiolarien (*Thalassicolla*, Schluß von § 1) erinnern. Außerdem findet sich noch die bereits erwähnte Granulation, die ein Ausfällungsprodukt der so reich entwickelten, lokal sich stauenden Perifilarsubstanz ist. Oft ordnen sich die Granula reihig, so daß es den Anschein hat, als würden sie von zarten Gerüstfäden getragen; indessen erklärt sich diese Erscheinung wohl zumeist durch Verklebung der Granula (Gerinnselbildung). Es können auf diese Weise auch netzige Gerinnsel entstehen, von einem echten Wabenwerke war aber an den Schnitten nirgends etwas zu sehen. Gröbere Vakuolen können auftreten, sie sind auf Entmischungen zurückzuführen.

Am Munde des Gehäuses findet sich, bei Pseudopodienentwicklung, eine eigenartige, fächergleich ausgebreitete Plasmamasse, aus der einerseits die Pseudopodien entspringen, die andrerseits in den Weichkörper innerhalb der Schale übergeht. Sie ist auch intra vitam deutlich fasrig — nicht maschig-fasrig, wie Bütschli angibt — struiert und läßt am konservierten Materiale gleichfalls zumeist zarte Fibrillen und Fäden erkennen, die innerhalb einer teils homogenen, teils granulären, durch Entmischung auch grobvakuolären Perifilarsubstanz verlaufen und in die Gerüstelemente der Pseudopodien übergehen (Fig. 2*f*). Über den Weichkörper siehe in § 5.

Ich nehme nun durchaus nicht an, daß allen Pseudopodienteilen von *Hyalopus* ein Gerüst zugrunde liegt. Vielmehr spricht mir das Aussehen und Verhalten vieler, vor allem kürzerer Verzweigungen dafür, daß sie wesensidentisch mit den Pseudopodien der nackten und beschalten Amöben, die im nächsten Abschnitt als Hyalopodien beschrieben werden, sind. Insofern eben intra vitam alle Podien bei Hyalopus homogen erscheinen, fällt natürlich die scharfe Abgrenzung gerüsthaltiger und gerüstfreier Teile schwer, ist bzw. ganz unmöglich. Jedenfalls wird es aber eine solche Abgrenzung geben; aus den Schnitten ist sie allerdings auch nicht zu entnehmen. Mir scheint, daß Hyalopus in Hinsicht auf die Pseudopodien als ein Mittelglied zwischen den Amöben und Foraminiferen aufgefaßt werden kann. Siehe Weiteres darüber in § 9.

§ 3. Körnchenströmung.

Längs der Filopodien bewegen sich kleine Körnchen in rascher, durchschnittlich gleichmäßig schneller Strömung. Daß sie an den

dünnen Podien und Netzmaschen den Fäden aufliegen, nicht vollständig in deren Masse eingesenkt sind, wurde bereits von M. SCHULTZE konstatiert. Sie rutschen in der Perifilarsubstanz entlang und sind bald über, bald unter, bald seitlich an den Fäden nachweisbar; ein und dasselbe Korn kann sich spiral um den Faden herum bewegen. Aus der Perifilarsubstanz fallen die Körnchen nur beim Absterben des Pseudopodiums gelegentlich heraus und zeigen dann Molekularbewegung. Auch von den Fäden im engeren Sinne, d. h. von der Achsensubstanz der Filopodien, emanzipieren sie sich nur ungern und gleiten an den schwimmhautartigen Ausbreitungen der Podien meist längs der auch hier erkennbaren Fäden hin. Doch sieht man sie gelegentlich auch auf den homogenen Zwischenflächen, ja manchmal sammeln sie sich hier sogar in großer Zahl an, so daß solche Schwimmhaut wie gekörnt erscheint.

Die Lokomotion der Körnchen ist im allgemeinen eine stetige, fließende und die Bewegungsgeschwindigkeit durchschnittlich eine und dieselbe für alle. Doch überholt gar nicht selten ein Korn das andere oder verlangsamt seinen Lauf, hält beziehentlich ganz inne, um nach kurzer Zeit wieder in derselben oder in entgegengesetzter Richtung weiter zu gleiten. Sich begegnende Körnchen eilen ohne Stockung aneinander vorüber oder sie stoßen direkt aufeinander, halten dann inne und manchmal folgt nun das eine Korn dem andern. Wo sie in Menge zusammentreffen, wie an den Enden stumpf auslaufender Podienstränge, sieht man sie nach allen Richtungen durcheinander schießen; das erinnert täuschend an das Schäumen einer Wassermasse, die zu kochen beginnt, mit ihrem Durcheinander von Luftblasen.

Die hier gegebene Schilderung, die sich ganz an M. SCHULTZES Beschreibungen anlehnt, paßt für die Körnchenbewegung aller Retikulosen, ist nur bei den verschiedenen Formen bald langsamer, bald schneller. Für die Radiolarien hat HAECKEL (1862) ein gleiches Verhalten dargestellt. Wie bekannt, schließen sich auch die Heliozoen im allgemeinen an, nur ist hier die Menge der Körnchen meist gering und die Lokomotionsgeschwindigkeit eine recht langsame, zuweilen überhaupt nicht mit Sicherheit nachweisbar. Die Größe der Körner unterliegt, ebenso wie die Bewegungsgeschwindigkeit, ansehnlichen Schwankungen. Bei *Polystomella* sind sie zum Teil außerordentlich klein und von kugliger oder ellipsoider Form. *Gromia oviformis* (M. SCHULTZE) hat relativ große Körner, besonders ansehnlich sind sie aber bei *Chlamydomyxa*, wo PENARD (1904) auch Formwechsel für sie angibt. Während sie an der Basis des Filo-

podiums, noch im Weichkörper, rund sein und stark glänzen sollen, erscheinen sie an den Podien spindelförmig und matter. PENARD nimmt ferner an, daß sie durch Verdichtung aus flüssigem Plasma entstehen.

Neben den Körnchen kommen in gleicher Bewegung auch kurze Stäbchen oder Fädchen vor, die bald mit einem Ende, bald der Länge nach den Podien anliegen (Fig. 1 *e*) und an ihnen fast ebenso lebhaft wie die Körnchen entlang gleiten. Sie erscheinen oft an den Enden leicht geschwellt; ihre Länge wechselt sehr. Gewöhnlich sieht man sie zu mehreren beisammen und dann in Gesellschaft mit Körnchen, so daß Plasmaklumpen von recht wechselnder Form, die sich an den Fäden verschieben, entstehen. Nicht selten gleichen diese Klumpen Varikositäten des Fadens, einfachen Schwellungen seiner Substanz. Verfolgt man sie aber einige Zeit, so sieht man sie auch in seitlicher Lage am Faden, woraus hervorgeht, daß sie diesem nur an-, nicht eingelagert sind. Ihre glatte Außenkontur ergibt sich aus der Anwesenheit der Perifilarsubstanz.

Für die Entscheidung der Frage nach der Ursache der Körnchenbewegung kommt das Verhalten lebloser Körner in Betracht. Setzt man dem Wasser, in welchem sich Polystomellen, Gromien oder Miliolen befinden (M. SCHULTZE, für Radiolarien von HAECKEL beschrieben), Karminpulver zu, so wird der Farbstoff von den Pseudopodien aufgenommen und beginnt hier in gleicher Weise wie die Plasmakörnchen zu zirkulieren. SCHULTZE schreibt (1863, p. 26): War das Tier (eine Miliola) etwa 1/4 Stunde mit dem Karmin in Berührung, „so bietet sich das überraschende und wahrhaft prächtige Schauspiel dar, daß alle Pseudopodien eine gewisse Menge von Karminkörnchen enthalten, welche, je kleiner sie sind, um so lebhafter an der Bewegung der den Pseudopodien eigenen Körnchen teilnehmen. Einige gleiten dem peripheren Ende des Fadens zu, andere, und zwar der größere Teil, werden in entgegengesetzter Richtung fortgeführt und in das Innere des Tierkörpers aufgenommen. Oft stockt die Bewegung eines Körnchens plötzlich und erst wie nach kurzem Besinnen geht sie fort oder in die entgegengesetzte über. Ein Karminkörnchen überholt das andere, wo zwei sich begegnen, kehrt eins mit dem andern um. Endlich sieht man, wo Anastomosen sind, die Farbstoffkörnchen so gut wie die andern aus einem Faden in den andern hinüberlaufen. Kurz, das Verhalten ist genau dasselbe, wie es uns von der Körnchenbewegung überhaupt bekannt ist, nur viel leichter zu beobachten entsprechend der Größe und intensiven Färbung der Karminkörnchen. Oft beobachtete

ich, daß auch größere Klümpchen Karmin, wie sie durch Zusammenkleben zahlreicher kleiner entstehen. selbst wenn sie einen mehr als zehnfach größeren Durchmesser als die Fäden haben, doch mit fortgeschleppt wurden."

Ich habe Gleiches beobachtet, möchte aber doch betonen, daß meist die Karminbewegung eine recht unregelmäßige und von der der vitalen Körner abweichende ist. Die vitalen Körner kann man mit Stylonychien vergleichen, die an einem Faden entlang kriechen. Sie umkreisen ihn, halten inne, gleiten ein Stück langsam, hasten dann mit überraschender Geschwindigkeit, kehren um: kurz, die Willkürlichkeit der Bewegung ist in die Augen springend. Die Karminkörner dagegen hängen gewöhnlich unbeweglich am Faden oder zittern und schwanken nur hin und her; geraten sie in gleitende Bewegung, so ist diese eine gleichförmige, selten schnelle, und geht gerade aus; sie kann wieder durch eine lange Ruhepause unterbrochen werden, gelegentlich fällt das Korn auch vom Podium ab. Derart erscheint die Bewegung der Karminkörner als passive, jedenfalls ist sie von der der Plasmakörner unterschieden.

Das Willkürliche in der Bewegung der Plasmakörner scheint mir nur durch Annahme einer E i g e n b e w e g u n g genügend erklärbar. Es ist wohl zuzugeben, daß in der Perifilarsubstanz Strömungen unabhängig vom Einfluß der Körnchen auftreten können und diese würden es eben sein, die die Lokomotion der Karminkörner vermitteln würden. Im allgemeinen jedoch müssen die Strömungen gewissermaßen individuelle sein, was auch daraus folgt, daß an einem fadendünnen Podium mehrfache Strömungen — von verschiedener Richtung und verschiedener Geschwindigkeit — dicht nebeneinander verlaufen können. Ich schließe mich daher der von BÜTSCHLI (1892) vertretenen Anschauung an, daß die Ursache der Strömung im strömenden Körnchen zu suchen ist. Allerdings kann ich die Ansicht, daß es sich um Spannungsänderungen an der Grenze des Hyaloplasmas zum umgebenden Wasser oder zu eingelagerten Enchylemtröpfchen handelt, nicht teilen. Da an den dickeren Podiensträngen die Wanderung der Körnchen auch im Innern stattfindet, wo außer den festen Fäden nur Perifilarsubstanz — hier auch Interfilarsubstanz zu nennen — vorliegt, so kann es sich bei der Bewegung nur um Zustandsänderungen innerhalb der Perifilarsubstanz handeln; Oberflächenspannung kommt für einen Erklärungsversuch nicht in Betracht. Das erhellt hier weniger deutlich als bei den Amöben und Infusorien, wo Körnchen in gleicher Eigenbewegung nachweisbar sind (siehe die Abschnitte 2 und 3).

Die Ursache für den Transport der Karminkörner ist entweder ausschließlich in der Perifilarsubstanz zu suchen oder man hätte eventuell den Achsenfaden des Podiums dafür verantwortlich zu machen. In ersterer Hinsicht könnte angenommen werden, daß in der Perifilarsubstanz auch submikroskopische Körnchen vorkommen, die gleichfalls zirkulieren und derart von den größeren Körnchen unabhängige Ströme bedingen, von denen die Karminkörner mitgerissen werden. Vielleicht ist aber auch der Achsenfaden reizempfindlich und vermag seinerseits, auf Reiz durch die haftenbleibenden Karminkörner hin, Strömungen in der Perifilarsubstanz auszulösen. Ich möchte der ersteren Ansicht die größere Bedeutung zusprechen, weil durch unsichtbare Granulationen ausgelöste Strömungen für andere Formen notwendigerweise angenommen werden müssen. Näheres darüber siehe in den folgenden Abschnitten, vor allem in Abschnitt 4.

B. Axopodien und Weichkörper (Sark).

§ 4. Axopodien der Heliozoen.

Die Pseudopodien der Heliozoen, die sog. Axopodien, sind den Filopodien der Reticulosa insofern innig verwandt, als sie feste Strukturen enthalten und Körnchenströmung aufweisen. Doch unterscheiden sie sich durch den Mangel von Verzweigungen (nur ganz ausnahmsweise kommen solche vor) und durch die auffällige Differenzierung der festen Strukturen zu derben, stützenden Achsenstäben, die sich, meist leicht feststellbar, aus den Pseudopodien in den Weichkörper erstrecken und hier in verschiedener Weise (siehe unten) endigen. Man unterscheidet am Heliozoenpodium den Achsenstab von einem flüssigen Überzug, in welchem geringfügige und meist langsame Körnchenströmung statthat. Die Perifilarsubstanz geht direkt in die Substanz des Weichkörpers über, worüber im folgenden Paragraphen Näheres ausgesagt wird. Es bleibt fraglich, ob das Vorhandensein des Achsenstabes ein allgemeines ist. Bis jetzt ist er noch nicht bei allen Formen nachgewiesen; indessen dürfte doch aus der Starre der für die Heliozoen im allgemeinen charakteristischen Pseudopodien auf seine allgemeine Verbreitung zu schließen sein. Über Lobopodienbildung siehe den folgenden Paragraphen.

Die Achsenstäbe wurden von M. Schultze (1863) bei *Actinosphaerium* entdeckt und bald darauf auch für verschiedene andere Formen, vor allem für *Actinophrys* und *Acanthocystis* (Gre-

NACHER, 1869) und *Rhaphidiophrys* (F. E. SCHULZE, 1874) nachgewiesen. Bei *Actinosphaerium* enden sie innerhalb des Weichkörpers bereits in der Rindensubstanz (an der Grenze zur kernhaltigen Marksubstanz), bei *Actinophrys* dringen sie bis zur Kernmembran und bei *Acanthocystis* und *Rhaphidiophrys* bis zu einem zentral (neben dem exzentrischen Kern) gelegenen kleinen Korn vor, das bereits 1892 von BÜTSCHLI als Zentrosom angesprochen wurde und sich als solches in der Tat, nach SASSAKIS (1893) und SCHAUDINNS (1896) Befunden, bei den Teilungsvorgängen erwiesen hat (siehe unten).

In der Beschaffenheit zeigen die Achsenstäbe mancherlei Differenzen. Bei großer Dünne des Pseudopodiums, z. B. bei *Actinophrys*, sind es zarte, homogene Stäbe, an denen keinerlei Struktur nachweisbar ist. Bei *Camptonema nutans*, einem eigenartigen Rhizopoden, der den Heliozoen nahe steht, erwiesen sich die hier relativ dicken Stäbe, die im Weichkörper — je einer an einem der zahlreichen Kerne — enden, nach SCHAUDINNS Befunden (1894) als aus zweierlei Substanzen bestehend, nämlich aus einer mit Eisenhämatoxylin schwärzbaren Rinde und einer ungefärbt bleibenden Marksubstanz, von denen erstere an den Kernen in eine dicke, gleichfalls leicht schwärzbare Kappe ausläuft. Ich konnte für *Actinosphaerium* (Fig. 4, Taf. IV) eine gleiche Beschaffenheit (bis auf die Kappe) feststellen, fand aber auch eine feinere Struktur der Rinde, die sich, besonders deutlich an den Pseudopodien, als aus einer Anzahl von Fibrillen aufgebaut erwies. Die Fibrillen verlaufen längs dicht nebeneinander und sind am intrazellulär gelegenen Teile des Stabes auch am konservierten (Flemming-Sublimat) Material gewöhnlich zu einem dichten Mantel fest verklebt. Am keilförmig zugespitzten inneren Ende des Stabes (GRENACHER) scheint die helle Marksubstanz über die Rinde zu überwiegen; die Fibrillen verstreichen hier bereits vor dem Ende der ersteren.

Über Entstehung und Vergehen der Achsenstäbe ist nicht viel Sicheres bekannt. Nach allgemeiner Anschauung werden sie bei der Einziehung der Pseudopodien, z. B. vor der Enzystierung der Tiere, ins Sark eingeschmolzen und entstehen bei Neubildung der Podien aus ihm aufs neue. Besonders BRANDT hat diese Ansicht für *Actinosphaerium* vertreten. Es erscheint jedoch sehr wohl möglich, daß die eigentlichen Fibrillen, die wir als das wesentliche Element der Stäbe aufzufassen haben, bei der Pseudopodieneinziehung nicht aufgelöst werden, sondern sich nur locker im Sark verteilen, so daß ihr Nachweis bis jetzt nicht gelang. Sie würden bei Neubildung

der Podien wieder zum Stab zusammentreten und sich teilweise nach außen vorschieben. Für diese Auffassung spricht der Befund Schaudinns (1896), nach welchem die Achsenfäden von *Acanthocystis* bei Teilung des Tieres, der ein völliges Einziehen der Podien vorausgeht, wenigstens im inneren Bereich des Weichkörpers erhalten bleiben und die Polstrahlung der Spindelfigur liefern, die aus dem sich teilenden Zentrosom und dem Kern hervorgeht. An den Tochtertieren wachsen die Strahlen wieder nach außen, als Achsenfäden neu gebildeter Pseudopodien. Ferner fand Schaudinn, daß die Achsenfäden bei amitotisch entstandenen Knospen vom Zentrosom, das seinerseits aus dem Kern stammt, auswachsen, also nicht direkt aus dem Sark sich herausdifferenzieren. Nun ist zwar weder für *Actinosphaerium* noch für *Actinophrys* eine Beziehung der Achsenstäbe zu Zentrosomen bekannt, immerhin aber machen jene Befunde auch für diese Formen die Entstehung der Achsenfäden aus dem Sark bzw. ihre Auflösung in dasselbe nicht gerade wahrscheinlich.

Die Bewegung der Axopodien ist eine mannigfaltige. Zwei Bewegungsarten sind vor allem zu unterscheiden: die schwingende, schlagende und die zuckende Bewegung. Einfache, langsame Schlagbewegung kommt allen Axopodien zu; entweder krümmt sich das Podium dabei oder wird an einem beliebigen Punkt, oft dicht an der Basis eingeknickt. Besonders charakteristisch ist das Verhalten von *Sticholonche* (R. Hertwig, 1877), welche Form durch gleichmäßig ruckweises Umlegen und Wiederaufrichten der Pseudopodien sich schwimmend vorwärts zu bewegen vermag. Schwingende Bewegung, scharfe Krümmung an der Basis und Biegung der Länge nach, ja sogar geißelartige Drehung beobachtete Schaudinn bei *Camptonema*. Besonders interessant aber ist die zuckende Bewegung. Sie wurde von Engelmann 1881 für *Acanthocystis* angegeben und direkt der Muskelzuckung verglichen. Ein Axopodium verkürzt sich auf Reiz hin momentan bis auf $^1/_{50}$ und weniger der ursprünglichen Länge unter entsprechender Verdickung; dann wird es ziemlich geschwind wieder ausgestreckt. Ich suchte bei *Acanthocystis* vergebens nach solchen „Myopodien“, fand sie jedoch bei *Rhaphidiophrys* und kann für diese Form die Angaben Engelmanns durchaus bestätigen. Momentan verschwindet das Podium bei mechanischem Reiz (leichter Druck auf Deckglas), ohne daß dabei das Tier im geringsten seine Lage geändert hätte. Sehr bald wird es wieder vorgestreckt, wobei man die Distanz zwischen den einzelnen anhaftenden Körnchen, die sich sehr träge bewegen, sich vergrößern

sieht; das beweist die gleichmäßige Streckung des ganzen Podiums, nicht etwa ein endständiges Wachstum durch Zufluß von Plasma vom Weichkörper her.

Von den Pseudopodien ist noch anzugeben, daß sie gelegentlich auch miteinander der Länge nach verschmelzen können — was besonders häufig bei *Rhaphidiophrys* beobachtet wird —, wobei jedoch die Achsenstäbe, wenigstens bei *Actinosphaerium*, deutlich gesondert bleiben. Bemerkenswert ist ferner, daß auch Wimpern bei Heliozoen beobachtet wurden. Nach PENARD (1897) schwimmt *Myriophrys paradoxa* mittelst Zilien, die indessen nur in Verwendung treten, wenn die Pseudopodien eingezogen sind. Schließlich sei erwähnt, daß viele Heliozoen auch amöboide Pseudopodien zu entwickeln vermögen, so vor allem *Vampyrella, Arachnula* und *Nuclearia* (nach BÜTSCHLI, 1880). Diese breiteren, stumpflappigen und hyalinen Fortsätze werden vom Weichkörper vorgestreckt, der sich in toto recht gestaltsveränderlich erweist. In ihrer Beschaffenheit schließen sie sich innigst an die Hyalopodien der Amöben an (siehe über diese in Abschnitt 2).

Axopodien kommen nicht nur den Heliozoen, sondern auch den Acanthometren unter den Radiolarien zu (R. HERTWIG, 1876, und HAECKEL, 1887). Sie finden sich hier neben den typischen Filopodien, sind nicht zurückziehbar und werden von HAECKEL als Tastorgane gedeutet.

§ 5. Weichkörper (Sark).

Über das Sark*) der Foraminiferen liegen nicht allzu viele Strukturangaben vor. SCHAUDINN beschreibt für *Calcituba polymorpha* (1895) feinschaumige Struktur der Grundsubstanz und gibt ferner an, daß die hellen Enchylemtröpfchen fortwährend ihre Anordnung und Gestalt ändern. Es soll eine einfache, sehr langsame Rotation — ein rechts- und linksseitiger Strom, die an den Kammerenden ineinander übergehen — oder eine springbrunnartige Rotation — im Weichkörper nachweisbar sein. Fibrilläre Strukturen würden durch Streckung von Tröpfchen (Vakuolen) vorgetäuscht. Für *Myxotheca arenilega* — eine neue Form in einer sandtragenden Gallerthülle, zugleich ausgezeichnet durch ausgiebige amöboide Formveränderung des Körpers — gibt er (1894) jedoch an, daß die Filopodien bzw. ihre zähe Achsensubstanz sich in den Weichkörper hinein fortsetzen, der also doch fädige Strukturen enthalten

---

*) Ich bezeichnete 1902 in meiner Histologie den Zelleib allgemein als Sark.

würde. RHUMBLER hat 1894 für *Saccammina sphaerica* gleichfalls Wabenstruktur beobachtet und betont auch seinerseits, daß Fadenstrukturen durch Wabenreihen vorgetäuscht werden können. Echte Fäden beschreibt er jedoch für das fächerartig aus der Gehäusemündung vorragende Sark, das mit der Fächerbildung von *Hyalopus* verglichen werden kann.

BÜTSCHLI, der verschiedene Foraminiferen untersuchte, fand überall wabig-netzige Struktur des Sarks, die an brückenartigen oder gedehnten Partien in eine fasrig-maschige überging. Von Hyalopus gibt er speziell für den Sarkfächer an der Mündung fasrig-maschige Struktur an, in welche die homogene Struktur der Pseudopodien unscharf übergehen soll. Ich muß all diesen Angaben widersprechen. Von einer elementaren Wabenstruktur konnte ich mich nirgends überzeugen, erkannte vielmehr sowohl an lebenden Trümmern des Sarks von *Polystomella*, wie an Schnitten von *Hyalopus* fädige Strukturen, die direkt in die der Pseudopodien sich fortsetzen. Allerdings erschwert der Körnerreichtum das scharfe Erkennen außerordentlich, aber ich glaube mich doch an nicht wenigen Stellen von der Existenz eines festen Gerüsts im Sark überzeugt zu haben. Spricht doch auch der sichere Nachweis von Fibrillen und Fäden in den Pseudopodien und am Mundfächer für einen entsprechenden Bau des Sarks. Die vorhandenen Vakuolen sind immer von relativ ansehnlicher Größe und andre, elementare konnte ich nicht entdecken.

Die Befunde an *Thalassicolla* bekräftigen mich nur in meiner Beurteilung der Sarkstruktur. Ich fand im Pseudopodienmutterboden (HAECKEL, 1862) das von R. HERTWIG (1879) beschriebene Netz von Sarkodefäden, aus dem die Pseudopodien entspringen, deutlich fädig strukturiert, wie Fig. 3*c* beweist. Aus solchen Fäden, die bündelweise in die Gallerthülle eintreten, entwickeln sich die derben Fibrillen der Pseudopodien (Fig. 3*b* und *a*). Über das intrakapsuläre Sark kann ich leider keine genaueren Angaben machen, da es sich auf den Schnitten herauslöste. Ich bedaure das um so mehr, als BÜTSCHLI (1892) es für besonders schön ausgebildete Wabenstruktur beschreibt, von der ich gern gewußt hätte, aus welchen Faktoren sie abzuleiten ist.

Sehr klare Einsicht ist in die Beschaffenheit des Heliozoensarks möglich. Auch hier fehlt das Gerüst nicht, ist sogar äußerst regelmäßig angeordnet und tritt, besonders an Schnitten, prägnant hervor. Es wird von den inneren Abschnitten der Achsenfäden gebildet, die entweder in einem Zentrosom oder am Kern zusammen-

laufen bzw. an den vorhandenen zahlreichen Kernen einzeln oder überhaupt frei im Sark enden. Über sie wurde schon eingehend ausgesagt (§ 4); wir haben hier nur die übrige Sarksubstanz zu berücksichtigen. Die Hauptmasse des Körpers besteht aus einer hyalinen, zähflüssigen Substanz, in welche zahlreiche Vakuolen eingelagert sind und die zugleich von Körnchen durchsetzt ist. *Actinosphaerium* konnte ich nur an Schnitten untersuchen (siehe unten), bei anderen Formen, *Actinophrys* vor allem, studierte ich auch das lebende Sark. Nicht selten sieht man nun hier die hyaline Grundsubstanz des Körpers sich in den Zwickeln zwischen den Vakuolen reichlicher anhäufen und gelegentlich auch peripher tropfenartig zusammenfließen, wobei dann ihre Homogenität besonders deutlich hervortritt (Fig. 5*a*, Tafel IV). Bei der Fixierung erstarrt diese hyaline Substanz granulär. Ebenso sieht man an Schnitten von *Actinosphaerium* zwischen den Vakuolen eine granulär geronnene Substanz (Fig. 4*a* und *b*, Tafel IV), die als Fällungsprodukt der intra vitam homogenen Grundsubstanz aufzufassen ist. Ich habe dies Fällungsprodukt sehr genau studiert und kann folgendes darüber mitteilen.

Zunächst glaube ich bestimmt annehmen zu können, daß echte gerüstige (fädige) Strukturen vollständig (ausgenommen die in den Achsenstäben gegebenen Elemente) fehlen. Trotzdem ist aber im Gerinnsel eine Struktur stellenweise deutlich ausgeprägt, die teils als netzige, teils sogar als wabige bezeichnet werden kann. Nun hat Bütschli für *Actinosphaerium* und *Actinophrys* 1892 maschige Struktur beschrieben, von der er jedoch angibt, daß sie auch intra vitam sichtbar sein soll. Die Fixierung soll das Bild, welches „das Plasma der lebenden Pseudopodien gewährt . . . in keiner Weise verändern, sondern nur verschärfen und verdeutlichen". Ich muß gestehen, daß ich diese Aussage nicht zu deuten weiß. Hinsichtlich der Difflugien bin ich imstande zu zeigen, daß der auch hier angegebenen Wabenstruktur intra vitam einzig und allein eine molekular bewegliche Granulation zugrunde liegt (§ 10). Von den hier genannten Heliozoen ist Gleiches nicht bekannt und daher besteht bei mir Unsicherheit der Auffassung von Bütschlis Angaben. Hier werden Granulationen erst bei der Fixierung sichtbar (wie auch bei den meisten Amöben) und diese Granulationen zeigen nun häufig (ob überall?) ein eigenartiges Verhalten. Sie erscheinen nämlich untereinander durch feine Brücken oder Lamellen verbunden. Je mehr die eine oder andre Verbindungsweise ausgebildet ist, um so deutlicher erscheint die Struktur netzig oder wabig. Im letzteren Falle kann der granuläre Grundcharakter überhaupt ganz oder fast

ganz verwischt sein; im ersteren Falle tritt er deutlicher, nicht selten sehr deutlich hervor, wie die verschiedenen Darstellungen der Fig. 4, Tafel IV, die so getreu als möglich mit dem Zeichenapparat (besonders *c* und *d*) nach dem Präparat gezeichnet sind, lehren.

Ich bin nun der Ansicht, daß bei der Fällung präformiert in der Grund- (Perifilar-) Substanz enthaltene, submikroskopische Granula sich zu gröberen Teilchen aneinanderfügen und daß diese Neigung zur Verklebung auch in der Bildung netzig-wabiger Gerinnsel zum Ausdruck kommt, die aus den Fällungsprodukten hervorgehen. Von Präformation dieser Netze und Schäume in der lebenden Perifilarsubstanz kann nicht die Rede sein (siehe darüber § 10 und 11). Es besteht also ein wesentlicher Unterschied der von Bütschli beschriebenen Strukturen zu echten Gerüststrukturen, die auch der lebenden Substanz zukommen und hier als feste geformte, fädige Gebilde dauernd verharren. Diese echten Gerüste können allerdings auch eine netzige Struktur annehmen, wie wir bei den Infusorien (§ 12) sehen werden; ich möchte jedoch schon hier betonen, daß ich an diesen Netzgerüsten, die eventuell sogar als wabige ausgebildet sein dürften, alle nachweisbaren Fadenverbindungen für vergängliche, zeitweise auftretende Bildungen ansehe und ihnen daher eine viel geringere Bedeutung als den beharrenden Fäden zuschreibe.

Über die kontraktilen Vakuolen der Heliozoen siehe bei Infusorien § 14.

2. ABSCHNITT:

Hyalodroma.

Hier kommt Struktur und Bewegung der nackten und beschalten Amöben (Amoebozoa, Grobben, 1904) zur Besprechung. Über die Wahl der neuen Bezeichnung wird in § 9 Näheres ausgesagt werden.

A. Gymnamöben.

Zunächst haben wir uns mit dem strukturellen Aufbau des Amöbenkörpers, soweit er für die Pseudopodienbildung und Lokomotion von Bedeutung erscheint (also absehend vom Aufbau des Kernes und von der speziellen Beschaffenheit eingelagerter Körner und Nahrungsballen), zu beschäftigen. Man unterscheidet am Zellleib (Sark) eine äußere Schicht, das Ektosark (gewöhnlich Ektoplasma genannt, welcher Ausdruck hier aber vermieden werden soll), das in erster Linie als Pseudopodienbildner erscheint, und

eine innere Schicht, das Entosark (Entoplasma), in welches der körnige und tropfige Inhalt des Sarks sowie der oder die Kerne eingelagert sind. Das Ektosark spielt oft nur eine sehr geringe Rolle, fehlt beziehentlich ganz oder tritt doch nur bei der Bewegung gesondert hervor; es steht zum Entosark in innigster Beziehung, kann sich aus diesem herausbilden und in dieses zurückverwandeln (Bütschli u. a.). Zu diesem Verhalten ist sogleich folgendes zu bemerken. Es fragt sich, in welchem Sinne von einer Unterscheidung des Ekto- und Entosarks überhaupt geredet werden kann. Zieht man nämlich die Strukturverhältnisse der Infusorien, wo auch zwischen Ekto- und Entosark unterschieden wird, zum Vergleich heran, so zeigt sich eine wesentliche Differenz zu den Amöben, insofern beide Sarkschichten dauernd scharf voneinander gesondert sind. Somit erscheint das Ektosark der Infusorien unvergleichbar dem Ektosark der Amöben. Wir haben nun in erster Linie zu prüfen, was denn eigentlich Ekto- und Entosark der Amöben so eng verwandt macht, daß die Umwandlung des einen in das andere möglich ist. Es wird sich dabei zeigen, daß beide Schichten bei den Amöben nur morphologisch, nicht eigentlich strukturell verschieden sind, welch letzteres Verhalten dagegen für die Infusorien gilt.

§ 6. Ektosark und Pellicula.

Das Ektosark der Amöben ist ein hyaliner Randsaum, der ausschließlich aus einer homogenen Flüssigkeit besteht. Diese verdichtet sich an der Oberfläche zu einer festeren Rinde, die gewöhnlich sehr zart und rasch vergänglich (z. B. bei *A. guttula* und *limax*), in anderen Fällen dick und zäh (z. B. bei *A. tentaculata* Gruber) ist und auch von einer beständigen Pellicula überzogen sein kann (siehe unten); stets aber fehlt im Ektosark eine wabige oder netzige Gerüststruktur, sei diese nun fester oder flüssiger Natur, und eine Abweichung von der homogenen Beschaffenheit ergibt sich allein aus dem Auftreten feinster Granulationen, wie z. B. bei *A. fluida* und *laureata* nach den Angaben Penards (1902), vor allem aber bei Thekamöben (siehe unten § 10) vorliegen. Ich gehe auf diese Granulationen, denen, wie mir scheint, eine große funktionelle Bedeutung zukommt, erst bei Schilderung der Difflugien, für deren Ektosark sie besonders charakteristisch sind, näher ein. Hier haben wir uns allein mit dem eventuellen Vorhandensein fibrillärer Strukturen sowie mit dem Kohäsionszustand des Ektosarks im allgemeinen zu befassen.

Wie gesagt: netzige Strukturen fehlen so gut wie wabige. Als eventuell vorhandene Gerüststruktur kommt für gewisse Fälle nur die Existenz von Fibrillen im Ektosark in Betracht. Solche Fibrillen wurden bis jetzt allein von Greeff für Erdamöben (1891), vor allem für die *A. fibrillata*, sowie von Bütschli für *A. blattae* (1878) beschrieben. In letzterem Falle handelt es sich ganz sicher nicht um echte Ektosarkstrukturen, sondern um ins Sark eingelagerte Pilzmycelien, die mit der Nahrung aufgenommen werden und den Amöbenkörper nach allen Richtungen durchsetzen. Fig. 6 zeigt zwar nicht ihr charakteristisches Aussehen — es sind feine gekörnte Fäden —, aber ihre Verteilung, die außerordentlich wechseln kann, und ihre Beziehungen zur Außenwelt; man sieht sie nicht selten bündelweise aus dem Sark hervorragen und findet in der Umgebung gleichbeschaffene Fäden. Von einem netzigen Zusammenhang der Fäden im Sark untereinander, wie Bütschli (1892) ihn angibt, sowie von einer Abhängigkeit der Fasern in ihrer Existenz von der Plasmaströmung kann keine Rede sein. (Siehe Nachtrag.)

Eine echte Ektosarkstruktur dürfte dagegen, wenn sich die vielfach angefochtenen Greeffschen Befunde bestätigen sollten, bei gewissen Erdamöben vorliegen. Dafür sprechen meiner Ansicht nach eindringlich die Angaben Greeffs über Kontraktionen des Körpers, dessen Ektosark er direkt mit einem Muskelschlauch vergleicht. Die intra vitam nicht unterscheidbaren Fibrillen sollen dem zähen Ektosark im Aussehen, Glanz, Homogenität ähneln, in radiärer [?] Richtung sich überkreuzend verlaufen und nur bei Fixierung mit Osmium-Alkohol deutlich hervortreten, sehr leicht aber auch körnig zerfallen, so daß sie dann wiederum im gerinnselig erstarrenden Ektosark verschwinden. Jedenfalls dürfte kaum ein apriorisches Bedenken gegen die Greeffschen Angaben zu erheben sein; außerdem gibt Prowazek (1900) für *A. terricola* auch fadenartige Strukturen an. In einem zähen Ektosark, das dem der Gregarinen — wo Ringmyoneme vorhanden sind — ähnelt, erscheint die Möglichkeit zur Herausbildung beständiger Fibrillen wohl gegeben. Indessen sei bemerkt, daß die eventuell vorhandenen Fibrillen für die Lokomotion in keiner Weise in Betracht kommen können; diese wird nur durch Strömung vermittelt (§§ 8, 10 und 15).

In einem dünnflüssigen Ektosark wird man allerdings keine Fibrillen suchen dürfen. In Hinsicht auf den Flüssigkeitszustand finden sich alle möglichen Ausbildungsweisen bei den Amöben. Man erkennt ihn am besten im Verhalten des Ektosarks bei der Bewe-

gung, weshalb näher erst im § 8 auf diesen Punkt eingegangen werden wird. Feste Beschaffenheit nimmt das Ektosark nur peripher bei jenen Formen an, die eine echte Pellicula bilden (siehe unten). Doch besitzt auch das leichtflüssigste Sark die Fähigkeit, sich an der Grenze zum umgebenden Wasser krustenartig zu verdichten, wobei jedenfalls auch ein fester Kohäsionszustand angenommen wird. Es handelt sich hier aber um vergängliche Bildungen, die auch nicht sonderlich scharf von der inneren flüssigen Masse gesondert sind und sich ohneweiters bei Veränderung der Körperform wieder in diese auflösen. Auch auf diesen Punkt wird erst bei Besprechung der Bewegung (§ 8) näher einzugehen sein. Ich betone nur, daß im Gegensatz zu den Pseudopodien der Linodromen, sowohl an den Pseudopodien wie am ganzen Körper der Hyalodromen, die periphere Sarkschicht immer die festeste ist und in ihr keine Verschiebung der Teilchen (siehe bei Difflugien) stattfindet, während die inneren gewöhnlich leicht fließen und in ihnen die eventuell vorhandenen granulären Teilchen beliebig verschiebbar sind. Dieser Gegensatz ist ja von Rhumbler und Penard bereits genügend betont worden.

Die soeben kurz angedeuteten Anschauungen über die Amöbenstruktur widersprechen den Angaben Bütschlis und mancher anderer Autoren durchaus. Bütschli (1892) findet sowohl im Ento- wie im Ektosark eine Wabenstruktur, gibt sie auch für die langen Pseudopodien der *A. radiosa* als bereits intra vitam erkennbar an. Zugleich beschreibt er einen immer vorhandenen, nur nicht immer mit Sicherheit nachweisbaren Alveolarsaum mitsamt Pellicula; gleiche Angaben finden sich auch bei Schaudinn, z. B. für *A. binucleata* (1895) und *Paramoeba eilhardi* (1896), sowie bei anderen Autoren. Ich konnte im Amöbenektosark nirgends (unter 11 genauer untersuchten Formen) auch nur die geringste Spur einer Waben- oder Netzstruktur entdecken, vermag mir jedoch für ein paar Formen die Annahme eines solchen zu erklären. Da dieser Punkt bei den Difflugien genauer behandelt werden wird, so streife ich ihn hier nur und gehe erst im § 10 genauer darauf ein.

Wie schon bemerkt, ist eine Pellicula den Amöben nicht völlig fremd. Spezielle Angaben liegen reichlich vor. Ich erwähne Greeffs Nachweis einer „Cuticula" bei Erdamöben durch Methylenblaufärbung und Osmiumkonservierung; es wird durch ersteres Mittel bereits intra vitam eine Haut vom zähen Ektosark färberisch gesondert. Ferner Penards (1902) eingehende Mitteilungen, gleichfalls für Amöben mit sehr zähem Sark, sowie Angaben Bloch-

manns über eine Hautschicht bei *Pelomyxa* und Grubers Beschreibungen einer „Cuticula" für *A. tentaculata* (1882), *Pachymyxa* (1883) und andere Formen (1885). Während das Auftreten einer geschlossenen beständigen Membran bei allen Formen mit zähem Ektosark nichts Auffallendes hat, da hier eben die Tendenz zur Plasmaverdichtung vorliegt, erscheinen alle jene Fälle, in denen es sich um Pelliculabildung bei Formen mit leicht beweglichem Sark handelt, interessanter. Um so mehr als mit der Pelliculabildung das Auftreten starrer haarartiger Anhänge, die wir hier ganz allgemein Borsten nennen wollen, häufig Hand in Hand geht, ja vielleicht regelmäßig damit verknüpft ist. Ich gebe im folgenden eine kurze Zusammenstellung der wichtigsten mir bekannt gewordenen Fälle.

Ascher beschrieb 1869—1872 als *Amphizonella vestita* (später *Cochliopodium vestitum*) eine borstentragende Amöbe, die zu den beschalten Formen gehört und von Korotneff (1879), Hertwig und Lesser (1874) und Penard (1902) wieder gefunden wurde. Er kennt auch noch eine andere Testacee mit borstenähnlichem Besatz, die er *Diaphoropodon mobile* nannte; sie wird von Penard (1902) wieder beschrieben. Echte Amöben mit Borstenbesatz sind *Chaetoproteus* (Stein, 1859), *Dinamoeba mirabilis* (Leidy, 1874 und 1879), *Pachymyxa hystrix* (Gruber, 1883), *A. tertia* (Gruber, 1885) und differente *Pelomyxa*-Spezies (Blochmann, 1894). Wie Bütschli wohl mit Recht vermutet, dürfte die Leidysche *Dinamoeba* identisch sein mit *Chaetoproteus*, außerdem aber auch mit *Mastigamoeba aspera* (F. E. Schulze, 1875) und *Dactylosphaerium vitreum* (Hertwig und Lesser, 1874). In dieser Hinsicht bin ich imstande, folgenden Beitrag zu liefern, der ebenso wie Blochmanns Mitteilung erweist, daß sowohl die Bildung der Borsten wie auch einer Pellicula keinen wesentlichen Charakter der betreffenden Amöbenformen vorstellt, da beiderlei Bildungen auch an großen Exemplaren fehlen können.

Ich hatte Gelegenheit, eine *Mastigamoeba* zu untersuchen, die sich von der *M. aspera* Schulzes nur durch den Besitz von feinen starren Zilien (Borsten) unterschied. Da sich aber auch Exemplare ohne den Borstenbesatz fanden, so zweifle ich nicht an der Identität und wende den Schulzeschen Namen auf meine Form an. Die genauere Untersuchung zeigte folgendes: Es ist eine deutliche Pellicula, d. h. ein feines Häutchen, das sich vom Ektosark scharf abhebt, ausgebildet und auffällig charakterisiert durch eingelagerte glänzende Körnchen, die sich — je eines — an der Basis einer Zilie finden und daher als Basalkörner zu deuten sind

(Fig. 7). Auch BLOCHMANN beobachtete an der Basis jeder Zilie bei seiner *Pelomyxa* einen glänzenden Punkt, „wie man ihn ja leicht an den Zilienursprüngen der Infusorien sieht“, der also jedenfalls auch ein Basalkorn repräsentierte. Die Beziehung der feinen, relativ langen Borsten zu den Körnchen war an gelegentlich auftretenden kurzen Pseudopodien besonders deutlich zu erkennen (Fig. 7, *c* und *d*). Aber außer den Borsten fanden sich auch kurze stäbchenförmige Gebilde auf der Pellicula (Fig. 7 *e*), die mir identisch mit den von SCHULZE beschriebenen Rauhigkeiten an der Oberfläche seiner Form zu sein scheinen. Ich möchte die Ansicht äußern, daß es sich hier um junge Borsten handelt, die vom Basalkorn, aus dem sie hervorwachsen dürften, noch nicht scharf gesondert sind. Eine Fortsetzung der Rauhigkeiten oder der Borsten ins Innere des Ektosarks hinein, etwa in Form eines Wurzelapparates, war nirgends zu beobachten, während gerade die Beziehung der uns hier nicht weiter interessierenden Geißel zum Kern, also ihre Fortsetzung ins Plasma, ohne weiteres festgestellt werden konnte (Fig. 7 *a*).

Für *Dactylosphaerium* beschreiben HERTWIG und LESSER ein ähnliches rauhes Aussehen der Pseudopodien, bringen es aber zur Kontraktion in Beziehung und vergleichen die Rauhigkeiten mit den Zöttchen, wie sie am Hinterende fast aller Amöben bei der Bewegung beschrieben wurden. Indessen hat diese Zottenbildung nichts mit Kontraktionszuständen zu tun, und ferner fand ich eine Amöbe, die in ihrem Aussehen ganz dem *Dactylosphaerium* glich, die aber auch an den gestreckten Pseudopodien (sowie am ganzen Körper) mit Rauhigkeiten bedeckt war. Diese kleinen Höcker schienen mir im wesentlichen identisch mit denen der Mastigamöba, so daß ich nicht Bedenken trage, mit BÜTSCHLI die HERTWIG-LESSERsche Form mit der SCHULZEschen (und LEIDYschen) zu vereinigen. Mangel oder Vorhandensein einer Geißel erscheinen mir nicht von besonderer Bedeutung, da erstens die Geißel leicht übersehen, zweitens aber auch ihr Mangel ein rein zufälliger sein kann. Ich fand ein Tier (ohne Borsten, aber doch am Kern leicht als hierher gehörig erkennbar), das nur einen Geißelstummel besaß und derart die Möglichkeit völligen Verlustes nahe legte.

Interessant ist, daß die Pellicula meiner Form lokal vom Ektosark durchbrochen wurde, welches dann in Form völlig flüssiger Pseudopodien vorströmte (Fig. 7 *f*). Die Durchbruchsstelle war nicht allein wegen der in der Figur nicht eingezeichneten Borsten und Rauhigkeiten, sondern auch auf Grund des strukturellen Verhaltens

der Pellicula, die von matterem Glanze ist, deutlich zu unterscheiden. Auch für das echte Dactylosphärienexemplar beobachtete ich Mangel der Buckel an den Pseudopodienenden, die also wohl auch eines Pellicularüberzuges entbehrten. Beschrieben wird der Durchbruch der Pellicula auch für andere Formen. So vor allem für *A. tentaculata* von GRUBER (1882), der bei dieser Form lange sich erhaltende Pseudopodiensockel, aus denen die eigentlichen Pseudopodien hervorgestreckt wurden, vorfand. Für *Pachymyxa* gibt GRUBER dauernd sich erhaltende Poren der Pellicula an. Ferner kennt man Durchbrechungen bei den Erdamöben (GREEFF, RHUMBLER, PENARD), die zur Nahrungsaufnahme und Defäkation in Beziehung stehen; es vermag sich sogar bei diesen Vorgängen die Pellicula follikelartig tief ins Innere des Körpers einzusenken (Einstülpungen GREEFFS, auch beobachtet von RHUMBLER, PENARD und anderen Autoren).

Hier wäre auch das abweichende chemische Verhalten der Pellicula vom Ekto- und Entosark zu erwähnen. RHUMBLER (1898) fand bei Behandlung von *A. verrucosa* mit verdünnter Kalilauge, daß sich das gesamte Sark löste und nur die äußerste Körperschicht erhielt. Er setzt diese Schicht dem ganzen Ektosark gleich, wahrscheinlich handelt es sich aber nur um die Pellicula, die ja von *A. verrucosa* bekannt ist (siehe PENARD, 1902).

§ 7. Entosark.

Ebensowenig wie dem Ektosark kommt dem Entosark eine Wabenstruktur im Sinne BÜTSCHLIS zu. Allerdings können hier Vakuolen oft in sehr großer Menge und dichter Anordnung auftreten. Das gilt z. B. für die *A. alveolata* MERESCHKOWSKYS (1879) und für die Pelomyxaformen (z. B. betont von GRUBER für *P. villosa*, aber überhaupt bei beliebigen Arten leicht nachweisbar); auch *A. ranarum* (Fig. 8*b*) und manch andre Art kann von Vakuolen im Entosark ganz durchsetzt sein und diese Vakuolen können eine recht geringe Größe annehmen, was dem Sark ein schaumiges Aussehen verleiht (Fig. 9 von *A. guttula* aus Heuinfusionen). Aber stets finden sich alle Übergänge von kleinen zu großen Vakuolen und gar nicht selten ist die Menge der Vakuolen eine sehr geringe. Sie werden gelegentlich ganz vermißt, so z. B. bei *A. blattae* (Fig. 6), sind also kein obligates Strukturelement, sondern nur von rein physiologischer Bedeutung, wohl als Laboratorien für bestimmte chemische Umsetzungen (die allerdings nicht direkt nachweisbar sind) dienend, und reihen sich in dieser Hinsicht den echten Nah-

rungsvakuolen sowie den kontraktilen Vakuolen (über diese siehe bei Infusorien § 14) an. Die Wabenstruktur, wie sie Bütschli im Auge hat, die als bleibende Struktur von außerordentlicher Feinheit dem gesamten Sark zugrunde liegen soll, fehlt durchaus.

Sieht man von allen körnigen Einlagerungen (sowie vom Kern) ab, so findet man als wesentliche Substanz des Entosarks eine homogene Flüssigkeit, die ohne scharfe Grenze in das flüssige Ektosark übergeht. In dieser Hinsicht erwiesen sich mir besonders lehrreich *A. ranarum* und *A. blattae*. Bei beiden Formen kann die Menge körniger Einlagerungen eine sehr spärliche sein; für die letztere (Fig. 6) gibt Bütschli bereits an, daß sich kein Entosark unterscheiden lasse, der ganze Körper vielmehr aus Ektosark zu bestehen scheine. Bei *A. ranarum* ergibt sich das gleiche aus Fig. 8*a* und *b* ganz von selbst. Das flüssige Entosark ist hier nur insofern vom Ektosark unterschieden, als es Vakuolen enthält. Nun sieht man aber diese Vakuolen von einer zarten Haut umgeben, die sich nicht scharf vom umgebenden Plasma abhebt und nur eine Verdichtung desselben, vergleichbar der peripheren Kruste am Ektosark, vorstellt. Also auch in ihrem Verhalten zum Wasser, was ja den Vakuoleninhalt ganz oder vorwiegend bildet, stimmen beide Körperschichten überein. Somit ergibt sich, daß eigentlich das Ektosark nichts anderes repräsentiert als einen einlagefreien Teil des Entosarks oder, besser gesagt, daß die Amöbe in toto aus einer flüssigen, zur Verzähigung neigenden Substanz (Grundsubstanz) besteht, die in ihrem inneren, oft fast den ganzen Körper umspannenden Bereiche durch Einlagerung von Vakuolen, Körnern und Kern zum Entosark gestempelt wird, in ihrem äußeren Bereiche aber aller Einlagerungen entbehrt und derart als helles Ektosark erscheint.

Es erklärt sich somit ohne weiteres, daß Ektosark lokal verschwinden oder aus dem Entosark sich entwickeln kann. Zu diesem Zweck bedarf es keiner strukturellen Veränderung, es genügt schon die Aufnahme oder Eliminierung der erwähnten Einschlüsse, die von Verflüssigung und Verzähigung des Plasmas ganz unabhängig ist (gegen Rhumbler 1898). Indessen soll durchaus nicht bestritten werden, daß strukturelle Veränderungen beim Austritt oder Eintritt von Grundsubstanz aus dem oder in das Entosark sich vollziehen können. Im Gegenteil, sie sind vielfach mit Notwendigkeit anzunehmen, da die Grundsubstanz im Entosark meist entweder zäher oder leichter flüssig ist als im Ektosark. Zäher erscheint die Grundsubstanz z. B. bei *A. guttula*, wo das Entosark im großen und ganzen als relativ formbeständige Masse im leicht flüssigen Ekto-

sark erscheint. Leichter flüssig, und zwar in auffallendem Maße ist die Grundsubstanz im Entosark der Erdamöben, deren Ektosark durch zähe Beschaffenheit ausgezeichnet ist. Trotzdem wandeln sich beide Substanzen ineinander um, was schon deshalb nicht wundernehmen kann, weil in der Bildung von Vakuolenhäuten und einer peripheren Ektosarkkruste auch einer sehr dünnflüssigen Grundsubstanz die Fähigkeit zur Verzähigung gegeben erscheint.

Die Grundsubstanz des Amöbenkörpers, die seine eigentliche Struktursubstanz repräsentiert, ist als Hyaloplasma (Hyalom) zu bezeichnen. Sie entspricht der Perifilar- und Grundsubstanz der Linodromen, wie aus ihrem physikalisch-chemischen Verhalten, aus ihren Beziehungen zur Körnchenbewegung (siehe sogleich weiteres) und zur Vakuolenbildung, ferner zur Pseudopodienbildung (siehe für die Amöben den folgenden Paragraphen, außerdem für *Hyalopus* § 2) evident hervorgeht. Ich wähle den Namen im Anschluß an Bütschli, der auch die Wandungssubstanz der Vakuolen als Hyaloplasma vom Vakuoleninhalt (Enchylem) unterscheidet. Nur folgende untergeordnete Differenz der von uns gefundenen Hyaloplasmen liegt vor. Nach Bütschli ist das gesamte Hyaloplasma als schaumartiges Fachwerk ausgebildet und in seiner Gänze durchsetzt von feinsten Enchylemtröpfchen, gegenüber denen die sonst vorhandenen, leicht nachweisbaren Vakuolen als Riesengebilde erscheinen. Nach meiner Ansicht, die sich auf die Angaben vieler Protozoenforscher sowie auf meine eigenen Befunde stützt, ist das Hyaloplasma dagegen als einheitliche Flüssigkeitsmasse entwickelt, in der nur lokal wässrige Tropfen auftreten und wieder verschwinden. Diese Anschauung stimmt mit der Bertholdschen (1886) überein, die auch den Enchylemtropfen keinerlei besondere Bedeutung für den Aufbau des Sarks zuschrieb. Indessen gestand Berthold auch den Gerüstfäden keine besondere Bedeutung im gleichen Sinne zu; wir werden aber sehen, daß gerade den Metaphytenzellen, für die Berthold seine Ansicht entwickelte, ein Gerüst als integrierender Bestandteil zukommt (Gleiches gilt auch, außer für die Hyalodromen, fast für alle Protistenformen). Somit ist die Übereinstimmung unserer beiderseitigen Auffassungen nur eine zufällige und meine Hyaloplasmatheorie des Amöbenkörpers eine selbständige Lehre.

Wie bemerkt, ist die Wahl der Bezeichnung: Hyaloplasma für die Grundsubstanz auch deshalb berechtigt, weil in ihr die Körnchen eingelagert sind. Auch Bütschli betont ja die Einlagerung der Plasmakörner in die Substanz der Wabenwandungen.

Hinsichtlich der Beziehungen der Körner zum Hyalom erwähne ich noch, daß sich die Körner in ihm frei zu bewegen vermögen. Man beobachtet ganz allgemein Eigenbewegung auch bei den Körnern des Amöbenentosarks, die von den weiter unten zu beschreibenden Strömungen unabhängig, und, wenn auch nur langsam, doch der Körnchenbewegung bei den Linodromen (§ 3) vergleichbar ist. Das Hyaloplasma erscheint als Vehikel der Körner, das durch die Körner selbst in Bewegung gesetzt wird. Näheres darüber in § 20.

§ 8. Pseudopodienbildung, Lokomotion und Bewegung.

Die Lokomotion der Amöben ist zweierlei Art. RHUMBLER (1898) unterscheidet eine fließende von einer rollenden Bewegung. Die erstere vollzieht sich unter Adhäsion an die Unterlage, indem die vorströmende Körpermasse sich fest an den Boden anlegt, auf diesem ausbreitet, um dann, wenn sie zum Anteil der hinteren Körperregion geworden ist, die Beziehung zur Unterlage aufzugeben. Die letztere ergibt sich nach RHUMBLER durch Vorstreckung kurzer, plumper Pseudopodien frei ins Wasser und anschließende Verlagerung der Hauptmasse des Körpers in gleicher Richtung, bis das lokale Übergewicht den Körper hier zum Boden herabzieht. Bei Wiederholung dieses langsam sich abspielenden Prozesses rollt gewissermaßen die Amöbe (*A. verrucosa* z. B.) auf dem Objektträger weiter.

Beiderlei Lokomotionsweisen möchte ich als die strömende Bewegung zusammenfassen, da sie durch strömende Verschiebungen in der Hyalomsubstanz bedingt sind. Sie sind es ausschließlich, die die Lokomotion und Pseudopodienbildung vermitteln: auszunehmen wären etwa nur die noch umstrittenen Fälle bei Erdamöben, bei denen, wie zitiert (§ 6), nach GREEFF (1891) Formveränderungen des Körpers durch Fibrillenkontraktion im Ektosark herbeigeführt werden sollen. Aber neben der strömenden Bewegung des Plasmas, auf der, wie gesagt, auch die Formveränderung (Bildung und Einziehung von Pseudopodien) beruht, ist noch eine zweite Bewegungsweise zu unterscheiden, die nicht von fibrillären Strukturen abhängt, wenngleich sie auch an feste Strukturen gebunden erscheint. Das ist die langsam schwingende, drehende oder schlagende Bewegung, wie sie bei schlanken, frei ins Wasser vorgestreckten Pseudopodien gewöhnlich beobachtet wird und in gewissen Fällen (*A. radiosa*) direkt an Geißelbewegung erinnern kann. Ich werde hier diese letztere Bewegungsweise als Organbewegung oder überhaupt nur als Bewegung bezeichnen. Die Bewegung des

ganzen Körpers mittelst der Plasmaströmung nenne ich ausschließlich Lokomotion. Die Organbewegung scheint bei den Hyalodromen, wenigstens soweit meine Befunde in Betracht kommen, für die Lokomotion ohne Bedeutung zu sein.

Zunächst sei die fließende Lokomotion betrachtet. Sie wird eingeleitet durch lokales Vorquellen des Ektosarks. Es bildet sich, z. B. bei *A. guttula* oder *limax*, ein lappenförmiger Vorsprung (Lobopodium [Fig. 9]), der entweder an Größe zunimmt und dann auch von Entosark gespeist wird oder wieder einschrumpft, indem das Hyalom nach einem andern Punkt abströmt. Bei *A. guttula* kann man manchmal — nicht immer — direkt beobachten, daß die Bildung eines neuen Pseudopodiums auf Kosten eines andern, bereits vorhandenen sich vollzieht. Dann wird das Entosark nicht in Mitleidenschaft gezogen, der ganze Vorgang ist ausschließlich ans Ektosark gebunden. Immer ist die Beteiligung des Entosarks eine durchaus sekundäre. Bei der Vorströmung des Ektosarks wird früher oder später das Entosark mitgerissen, besonders wenn das Ektosark an sich nur in spärlicher Menge vorliegt oder die Lokomotion einige Zeit lang in bestimmter Richtung andauert, also gewissermaßen ein Pseudopodium unausgesetzt an Länge zunimmt. Das letztere ist vor allem bei *A. limax* häufig zu beobachten und ja von zahlreichen Autoren beschrieben worden; das Tier gleicht gewissermaßen in toto einem Pseudopodium, in dem das körnige Entosark lebhaft vorwärts strömt. Indessen braucht andauernd einsinnige Lokomotion durchaus nicht mit lebhafter Entosarkströmung verbunden zu sein. Schon Bütschli (1880 und 1892) beschrieb für *A. radiosa* Lokomotion unter Bildung eines breiten, dünnen, rein hyalinen Vordersaumes (Fig. 10*a*), wobei das Tier völlig ruhig, ohne wesentliche Formänderung und Entosarkströmung an der Unterlage, etwa am Deckglas, entlang gleitet. Im Ektosark werden Strömungen nicht fehlen, wie schon aus der Bildung kleiner Zacken, auch Falten am Vordersaume hervorgeht; mit Sicherheit sind sie nicht nachweisbar.

Bei *Pelomyxa* und anderen Formen mit spärlichem Ektosark kann sofort mit dem Ektosark auch Entosark in die Pseudopodien, besonders wenn diese sehr breit und umfangreich sind, eintreten. In solchen Fällen beobachtet man am Vorderende des Tiers oder Pseudopodiums einen Ausbreitungsstrom (F. E. Schulze), d. h. die Körnchen, Vakuolen und sonstigen Einlagerungen des Entosarks strömen peripher vom Lokomotionszentrum aus nach rückwärts hin ab, wobei sie jedoch bald — vor der Mitte des Körpers —

zur Ruhe kommen. Bei reichlich vorhandenem Ektosark sieht man kaum jemals Ausbreitungsströme, sondern nur axiale Vorströme des Entosarks, die sofort ihre Richtung wechseln, wenn ein neues Pseudopodium zum Lokomotionsorgan wird, und die, am Ende des Podiums angelangt — das sie durchaus nicht immer erreichen — stocken, bis neue Vorbewegung des Ektosarks eingetreten ist. Hier anzuführen ist das eruptionsartige Vorquellen des Entosarks, wie es besonders bei *A. guttula* (Penard u. a.) gelegentlich vorkommt und auch von Rhumbler (1898) für andere Formen erwähnt wird. Es kann uns dies Verhalten nicht überraschen, da ja dem Entosark die gleiche Hyalomsubstanz zugrunde liegt wie dem Ektosark und nur an sie die Bewegung geknüpft ist.

Von besonderer Wichtigkeit war mir die Beobachtung von *A. ranarum* (Lieberkühn, 1854, Dickdarmamöbe des Frosches). Die Bildung der tropfenartig vorquellenden Podien erfolgt, wie bei *A. guttula*, immer plötzlich, ruckweise; man erhält den Eindruck eines lokalen Quellungsvorganges im Ektosark (siehe hierzu jedoch § 19). Es verlängert sich nun ein Pseudopodium nicht immer gleichmäßig, wenn die Lokomotion in entsprechender Richtung erfolgt, sondern sehr häufig quillt ein neuer Tropfen am bereits gegebenen hervor, an diesem wieder ein neuer, und diese Tropfen erscheinen eine Weile, auch wenn in der Außenkontur die Tropfenbildung nicht mehr zum Ausdruck kommt, noch substantiell gesondert, nämlich durch einen stärker glänzenden Saum getrennt, der die Form der einzelnen Tropfen andeutet (Fig. 8*c*). Erfolgt die Pseudopodienbildung nach verschiedenen Seiten hin, so beobachtet man auch die kurzen Rundlappen in gleicher Weise meist deutlich vom übrigen Sark gesondert; erst allmählich verstreichen diese Grenzsäume, indem hier das Sark die gleich leichtflüssige Beschaffenheit annimmt wie im Podium und anderorts. Bei Weiterführung des Vergleichs mit einem Quellungsvorgang erscheint somit das Innere des Pseudopodientropfens als Quellungszentrum, das anstoßende Sark dagegen gewissermaßen durch Flüssigkeitsentziehung verdichtet. Auch die Außenkontur des Podiums besteht aus derart verdichteter Substanz, wie ja ganz allgemein die periphere Ektosarkschicht bei den Amöben eine zähere Beschaffenheit aufweist als die inneren Schichten.

Die fließende Lokomotion ist wohl durchwegs verbunden mit eigentümlicher Verdichtung und Zerklüftung des am Hinterende gelegenen Ektosarks. Zottenförmige Anhänge am Hinterende wurden zuerst genauer von Wallich (1863) beschrieben, der auf ihre Anwesenheit die Unterscheidung seiner *A. villosa* gründete. Bald han-

delt es sich nur um eine Art Zähnelung des Hinterendes (z. B. bei *A. ranarum*, Fig. 8*a*), bald findet man plumpe oder dünnfadenartige Zöttchen, die nach der PENARDschen Monographie (1902) am verbreitetsten zu sein scheinen (z. B. bei *Mastigamoeba aspera*, SCHULZE, 1875), bald lang pseudopodienartige Anhänge (*A. clavarioïdes* und *fasciculata*, PENARD), bald selbst Fäden von beträchtlicher Länge (*Pelomyxa tertia*, GRUBER, 1885, und PENARD, 1902). In der Ruhe verschwinden die Anhänge und werden bei Neuaufnahme der Lokomotion am jeweilig gegebenen Hinterende neu gebildet; nach PENARD sollen sie auch bei plötzlichem Richtungswechsel verstreichen, um am neuen Hinterende wieder aufzutreten. Ich möchte betonen, daß ich bei der sehr beweglichen *A. ranarum* die Anhänge dauernd an einem und demselben Punkt, selbst bei Ruhe, beobachtete, daß hier das Hinterende nicht durch die Lokomotionsrichtung bedingt wurde, vielmehr der mit Zöttchen besetzte Punkt immer früher oder später von selbst ans Hinterende zu liegen kam. Es war der einzige Punkt, an dem niemals Pseudopodien auftraten. Es scheint mir daher nicht unwahrscheinlich, daß das Hinterende eine Region abweichender Beschaffenheit im Ektosark ist, die zur Defäkation in bestimmter Beziehung steht und in ihrem Auftreten von der Lokomotion ganz unabhängig ist. Die Beziehung zur Defäkation war bei *A. ranarum* leicht festzustellen. — Bemerkt sei noch, daß die Schwanzanhänge immer starre Gebilde sind, was ohne weiteres einen Rückschluß auf die zähe Beschaffenheit des Hinterendes gestattet.

Rollende Lokomotion ist bis jetzt mit Sicherheit für *A. verrucosa* und für *Hyalodiscus rubicundus* festgestellt worden. Für letztere Form beschrieben HERTWIG und LESSER 1874 eine vollständige Rotation des Ektoplasmas in der Bewegungsrichtung, derart, daß die zunächst dorsal (oben) gelegene Substanz dem Vorderrand zuströmt, dann auf die ventrale (untere) Seite übertritt und auf ihr nach rückwärts strömt. Für *A. verrucosa* hat neuerdings JENNINGS (1905) durch Zusatz von Ruß zum Wasser die Rotation einwandfrei nachgewiesen. Er zeigte zugleich, daß nicht bloß die periphere Ektosarkschicht, sondern auch die tieferen Zonen mitrotieren. Allerdings gilt dieser Nachweis für die einer Pellicula entbehrende *A. proteus*, in deren Ektosark die außen anhaftenden Rußteilchen einsinken, bei der aber nur von fließender, nicht von rotierender Lokomotion die Rede sein kann. Indessen ist die Rotation der Pellicula von *A. verrucosa* nur durch gleichgesinnte Bewegung des unterliegenden Ektosarks zu erklären. So beobachtete ich

bei dem pelliculatragenden Exemplar von *Mastigamoeba aspera*, daß hier die fließende Bewegung des Ektosarks mit einer entsprechenden Verschiebung der Basalkörner in der Pellicula sowie der aufsitzenden Borsten verknüpft war.

Die rollende Lokomotion erscheint an den Mangel von Pseudopodien gebunden, während mit der fließenden Pseudopodienbildung gewöhnlich Hand in Hand geht. Hand in Hand mit der letzteren geht aber auch ein zeitweises Festhaften des Körpers und der Pseudopodien, längs ihrer unteren Fläche, an der Unterlage, über die sie dahin fließen. Mindestens der Vordersaum des wandernden Tieres liegt der Unterlage innig an, gibt diese Beziehung aber wieder auf, sobald neue Plasmapartien ans Vorderende gelangen. Diese Ablösung ist Bedingung, daß nicht jede fließende Lokomotion in eine rollende umschlägt. Daß letzteres nicht der Fall ist, daß also an der unteren Seite die peripheren Ektosarkteile nicht regelrecht von vorn nach hinten verlagert werden, folgt schon, wie Penard (1902) mit Recht betont, daraus, daß die Schwanzzotten dauernd bestehen bleiben, während bei echter Rotation ein abweichend beschaffenes Hinterende nicht nachweisbar ist (echte Rotation wird übrigens von Penard, aber wohl mit Unrecht, in Abrede gestellt). Worauf nun die Anheftung beruht, ist zur Zeit nicht bestimmt anzugeben. Der Nachweis einer klebrigen, fadenziehenden Substanz an der Oberfläche des Körpers, wie er namentlich von Verworn (1892) und Rhumbler (1896) für Difflugien, von Hofer (1889) und Rhumbler (1898) für Amöben geführt wurde, läßt vermuten, daß die Anheftung mittelst Substanzabscheidung (Sekretion) bewirkt wird, die an jedem Punkt der Oberfläche auf bestimmten Reiz hin stattfinden kann. Man hätte dann anzunehmen, daß die Ablösung des Körpers durch Abstoßung des Klebemittels bewirkt wird. — Nach Jensen (1902) kommt eine Anklebung nicht in Frage, es soll sich vielmehr um Verminderung der Oberflächenspannung handeln. — Ich möchte glauben, daß einfach an der anheftenden Fläche der Verdichtungsreiz entfällt, dem sonst das Hyaloplasma peripher unterliegt und es sich um eine Adhäsionswirkung handelt, ebenso wie bei den Retikulosen die flüssige Perifibrillarsubstanz die Anheftung der Podien, unter gleichzeitiger schwimmhautartiger Ausbreitung, vermittelt. Die Ablösung dürfte dann vermutlich von einem Verdichtungsreiz abhängen, von dem wir ja gar keinen triftigen Grund haben, ihn allein dem angrenzenden Medium zuzuschreiben; unterbleibt doch gerade eine Verdichtung bei den Retikulosen in Berührung mit Wasser. Die Abscheidung einer Klebe-

substanz kann deshalb als überflüssig betrachtet werden; wo sie eintritt, dürfte ein besonderer Reiz auslösend gewirkt haben.

Bewegung (Organbewegung) im eingangs erläuterten Sinne wird an langgestreckten zylindrischen bis fadenförmigen Pseudopodien beobachtet. Sie ist vor allem für *A. radiosa* (und die nahe verwandte *Podostoma* LACHMANN 1858) bekannt, findet sich aber bei allen entsprechend ausgebildeten Formen, z. B. bei *Mastigamoeba*, *Dactylosphaerium*, *A. tentaculata* und vielen anderen, deren Plasma eine zähere Beschaffenheit annimmt. Für *A. radiosa* schildert BÜTSCHLI (1878) leicht schwingende Bewegung der langen, manchmal fast an eine echte Geißel erinnernden Podien. Der Vergleich mit einer Geißel ist um so berechtigter, als diese Podien sich auch nach Art einer Geißel schraubig krümmen (Fig. 10 *b*). Figur 10 *c* zeigt eine extreme schraubige Einrollung. — Auf die Bedingung der Podienbewegung gehe ich hier nicht näher ein, verweise vielmehr auf die Difflugien (§ 10), bei denen sowohl Strömung wie Bewegung besonders günstig zu studieren ist.

In § 10 kommen auch Amöben mit granulärem Ektosark kurz zur Besprechung.

§ 9. Systematisches.

An die nackten Amöben schließen sich in Hinsicht auf die Pseudopodien die beschalten Formen (Testacea) aufs engste an. Unter den Testacea unterscheidet man die Formen mit langen, fadenförmigen und spitzen Pseudopodien als sog. Filosa von den Lobosa, zu welch letzteren (außer den nackten Formen) z. B. die Difflugien und Arcellen gehören. Man stellt nun gewöhnlich die Filosen in enge Beziehung zu den Retikulosen und reiht direkt unter sie auch einige Süßwasserformen (*Gromia fluviatilis* und *Microgromia*) ein, die als echte Retikulosen bezeichnet werden müssen. Formen wie *Leptophrys*, *Diplophrys*, *Plagiophrys*, *Pleurophrys*, *Euglypha*, *Lecytium*, *Trinema*, *Cyphoderia*, *Paulinella* und viele andere sollen mit ihren Pseudopodien den Übergang zu den Filopodien der Retikulosen vermitteln. Indessen muß diese Anschauung durchaus zurückgewiesen werden. Länge, Dünne, Verzweigung (die jedoch immer nur eine geringfügige ist) und spitzes Ende beweisen nichts für den angenommenen Übergang; wesentlich erscheint nur die Anwesenheit und der Mangel eines festen, fädigen Gerüsts in den Pseudopodien. Erstere gilt für die Retikulosen, letzterer für die Lobosen und Filosen (über den Mangel von Fäden bei den Testaceen siehe den folgenden Paragraphen). Allein die Pseudopodien der Retikulosen

sind zweckmäßig als Filopodien, die der Lobosa-Filosa (Amoebozoa) dagegen als Hyalopodien zu bezeichnen. Für die Gruppe Lobosa-Filosa empfiehlt sich daher, wenn die Bewegungsweise gekennzeichnet werden soll, der Ausdruck Hyalodroma; für die Gruppe der Retikulaten der Ausdruck Linodroma.

Auch PENARD (1902 und 1904) unterscheidet die Lobosa-Filosa scharf insgesamt von den Reticulosa in Hinsicht auf die Beschaffenheit der Pseudopodien. Er betont die axial flüssige, peripher zähere Beschaffenheit der Hyalopodien, die außerdem gewöhnlich weder Körnchen führen, noch besondere Neigung zur Verzweigung, vor allem gar keine Neigung zur Anastomosenbildung, haben. Die Filopodien dagegen sind axial zäher als peripher, tragen gewöhnlich Körnchen und neigen zu Verzweigung und Anastomosenbildung. Die Anwesenheit geformter Fäden ist ihm allerdings bei den Foraminiferen entgangen (siehe § 1). — Auch RHUMBLER hat bereits vor PENARD (1898) die gleichen Differenzen erkannt und gewürdigt.

An der Berechtigung, die Lobosa-Filosa als Hyalodroma zusammenzufassen und den Linodromen scharf gegenüberzustellen, kann demnach nicht gezweifelt werden. Anders steht es mit der Frage, ob die Foraminiferen, die sonst immer mit den Hyalodromen eng vereinigt werden (*Amoebozoa*: GROBBEN, Lehrbuch 1904), den Heliozoen und Radiolarien näher stehen als den Hyalodromen und daher mit ihnen zur Gruppe der Linodromen zusammengefaßt werden dürfen. Ich möchte in dieser Hinsicht folgende Stellung einnehmen. Zweifellos ist die Ähnlichkeit der Pseudopodien bei den Foraminiferen und Radiolarien (Retikulosen) kein entscheidender Charakter für die Beurteilung natürlicher Verwandtschaftsbeziehungen. Die Radiolarien stehen den Foraminiferen jedenfalls ferner als den Heliozoen, die sich doch in Hinsicht auf die Pseudopodienbildung von den Retikulosen durch völligen Mangel einer Netzbildung beträchtlich unterscheiden. Wiederum schließen sich die Foraminiferen in Hinsicht auf die Schalenbildung den Testaceen ziemlich innig an, so daß also wohl ihre Vereinigung mit den Hyalodromen und Sonderung von den Heliozoen-Radiolarien Ausdruck natürlicher Verwandtschaftsbeziehung sein dürfte. Besonders *Hyalopus* (§ 2) legt auch in Hinsicht auf die Beschaffenheit der Pseudopodien die enge verwandtschaftliche Beziehung nahe. Indessen lassen sich gegen diese Gliederung der Rhizopoden folgende Gründe geltend machen, die für mich entscheidende Bedeutung haben.

Ich möchte sagen: noch inniger als die Foraminiferen schließen sich die Heliozoen an die Hyalodromen an. Gewisse Formen (siehe § 4)

sind direkt zumeist Hyalodromen, insofern amöboide Bewegung für sie charakteristisch ist, während Bewegung mittelst des Hyaloplasmas bei den Foraminiferen nur eine sehr untergeordnete Rolle spielt. Die Achsenstäbe der Heliozoen erscheinen im allgemeinen als fremdartige Einlagerungen im Hyaloplasma, dem sie nur zur Stütze dienen; ihre Eigenbewegung kommt kaum für die Lokomotion in Betracht. Somit kann man die Heliozoen als höher differenzierte Amöben auffassen; sie sind aus der gleichen Wurzel wie die Foraminiferen abzuleiten. — Der zweite Grund ist ein rein theoretischer. Man hat das Komplizierte gegenüber dem Einfachen in einen Begriff zusammenzufassen, auch wenn das Komplizierte mannigfaltige Ausbildung zeigt. Wenn es als höhere Entwicklungsstufe aufgefaßt werden muß, daß im Sark zwei differente Plasmaarten vorkommen statt einer, so ist diesem Charakter größte Bedeutung beizulegen, dem gegenüber besondere Differenzierungen an Bedeutung verschwinden. Meiner Ansicht nach ist nun die massenhafte Gerüstentwicklung bei den Foraminiferen ein so bedeutsames Faktum, daß es diese Gruppe weit über die Hyalodromen emporhebt und den Radiolarien annähert. Nicht daß die Radiolarien von den Foraminiferen oder umgekehrt abgeleitet werden könnten! Das erscheint mir ausgeschlossen; die Radiolarien erscheinen vielmehr als Fortbildung der Heliozoen oder sind vielleicht auch ganz selbständig aus den Amöben hervorgegangen. Aber es muß doch ihre Zusammenfassung mit den Foraminiferen als eine natürliche Gruppenbildung aufgefaßt werden, da bei beiden die so überaus charakteristische Bewegung durch das gleiche Substrat (Linom) bedingt wird.

Ich halte also die Einteilung der Rhizopoden in Hyalodroma und Linodroma für berechtigt und verwerfe die Vereinigung der Foraminiferen mit den Hyalodromen zu den Amöbozoen. Die Heliozoen sind viel mehr Amöbozoen, als es die Foraminiferen sind. Zur scharfen Sonderung der Hyalodromen von den Linodromen glaube ich mich aber auch deshalb berechtigt, weil die Hyalodromen sich auch als Stammformen der Mastigophoren und der Sporozoen erweisen. Hinsichtlich der Mastigophoren ist das ohne weiteres klar (man denke an Mastigamoeba aspera, § 6); für die Sporozoen ergibt sich die Verwandtschaft gerade in Hinsicht auf die Bewegung aus den Mitteilungen des § 15 im 3. Abschnitt. Eine Gruppe aber, aus der so zahlreiche, im großen ganzen systematisch gleichwertige höhere Gruppen hervorgehen, muß allen diesen letzteren klassifikatorisch scharf gegenübergestellt werden, weil ihre enge Angliederung an eine besondere höhere Gruppe den Sachverhalt sofort verwischt.

Die Verhältnisse liegen ähnlich wie bei den Phyllopoden unter den Krebsen. Auch diese sind Stammformen der höheren Crustaceengruppen, und zwar schließen sich diese Gruppen direkt an ganz bestimmte Einzelformen der Phyllopoden an (Grobben 1892). Trotzdem löst man die Phyllopoden nicht auf und gliedert ihre Formen an die Cladoceren, Copepoden und Malacostraken unmittelbar an, sondern stellt sie als einheitliche Stammgruppe allen andern gegenüber. In gleicher Weise hat man meiner Ansicht nach aber auch mit den Hyalodromen (Gymn- und Testamöben) zu verfahren.

B. Thekamöben.

§ 10. Difflugien.

Unter allen Hyalodromen erscheinen die Difflugien am geeignetsten für genaue Erkenntnis der Bewegungserscheinungen. Und zwar nicht allein der Strömungen (Lokomotion), sondern auch der echten Bewegungen (Organbewegung). Die Ursache hierfür liegt in der granulierten Beschaffenheit des Hyaloplasmas, wie sie besonders schön bei verschiedenen Difflugienarten, bei *Nebela collaris* und *Quadrula symmetrica* beobachtet wird. Auch andere Formen haben granuliertes Plasma, so z. B. *Arcella vulgaris*, *Heleopora picta* und, wie bereits im § 6 erwähnt, auch einige Amöben *(A. fluida* und *laureata)*; sie sind aber entweder minder günstig zu studieren oder seltene Formen, die in dieser Hinsicht noch keine genauere Darstellung erfuhren. Für beide Amöben gibt z. B. Penard (1902) an, daß sich die Granulationen in lebhafter molekularer Bewegung befinden. Speziellere Mitteilungen liegen nur für die Difflugien und *Quadrula* (F. E. Schulze) vor. Ich selbst untersuchte vor allem zwei Difflugienarten *(D. lobostoma* und *acuminata)*, außerdem die erwähnte *Nebela,* sowie *Arcella.* Die Bedeutung der Granulierung liegt nun in erster Linie darin, daß sie uns über den Verlauf der Strömungen, ihr Entstehen und Stocken, ausgezeichneten Aufschluß gibt. Ich erwähne sogleich, daß in dieser Hinsicht noch keine eingehenden Mitteilungen über die Granulationen vorliegen; die nachfolgende Schilderung beruht also fast ausschließlich auf eigenen Befunden.

Das Ektosark der Difflugien (und verwandten Formen, die ich hier summarisch unter diesen Namen miteinbeziehe) ist nur am Vorderende (Mündungspol) des Tieres reichlich entwickelt und sendet von hier die Lobopodien aus, deren Zahl bei den verschiedenen Arten sehr verschieden ist. In Umgebung des in der Schale ge-

legenen Entosarks bildet es nur ein dünnes, oft nicht unterscheidbares Häutchen, sowie die Epipodien, mittelst deren der Körper in der hinteren Region an der Schale festhaftet (über die Epipodien siehe zum Schluß). Das Hyaloplasma (auch des Entosarks, wie sich bei *Arcella* konstatieren läßt) ist nicht homogen, wie sonst fast allgemein bei den Hyalodromen, sondern von feinsten Körnchen erfüllt, die sich in lebhafter Molekularbewegung befinden. Mit der Entosarkkörnelung haben diese Granulationen nichts zu tun, wie ich ausdrücklich betone. Das Entosark ist gerade bei den beschalten Formen sehr scharf vom Ektosark gesondert und wenn Körnchen aus ihm ins Ektosark eintreten, so sind sie von der Granulierung leicht durch Glanz und Größe unterscheidbar. Um daher jeder Verwechslung von beiderlei Einlagerungen vorzubeugen, werde ich die im Ektosark befindlichen Teilchen immer nur als Granulation oder Granula, die Teilchen des Entosarks dagegen als Körner oder Körnchen (Chondren) bezeichnen. Die Größe der Granula ist bei einer und derselben Art immer die gleiche, dagegen bei verschiedenen Arten verschieden. Relativ große Granula, die mit starken Vergrößerungen gut in ihrer molekularen Bewegung unterschieden werden können, haben *D. lobostoma, Nebela collaris* und nach der SCHULZEschen und ZUELZERschen Darstellung *Quadrula symmetrica* und *Diffl. urceolata*. Sehr kleine Granula dagegen, die gerade noch als Trübung des Plasmas, als ein feiner Staub, bei stärksten Vergrößerungen wahrgenommen werden, kommen *Diffl. acuminata* zu. Bei den übrigen erwähnten Formen dürfte die Granulierung eine relativ grobe sein. — Bei der Pseudopodienbildung verhält sich die Granulierung in folgender charakteristischer Weise (die Schilderung bezieht sich in erster Linie auf *D. lobostoma*).

Die Granula liegen in einer homogenen Intergranularsubstanz, die gewöhnlich am freien Rande des Ektosarks sich reichlicher anhäuft, ohne daß jedoch eine scharfe Grenze zur Granulierung gegeben wäre. Die Pseudopodienbildung wird nun in der Regel durch plötzlichen ruckartigen Vorstoß allein der Intergranularsubstanz (Fig. 11 *a, c*) eingeleitet, die, ganz wie das Ektosark bei den Amöben, bruchsackartig vorquillt, wobei erst sekundär die Granulationen in den homogenen Tropfen einströmen. Manchmal erreicht ein Lobopodium bereits eine ansehnliche Länge (etwa viermal länger als breit), ehe dieses Nachströmen eintritt (Fig. 11 *a*). Wächst das Podium kontinuierlich, so erreichen bald die strömenden Granula in lockerer Anordnung das freie Podienende und werden hier von den folgenden Granulationen in periphere Lage gedrängt, wo sie liegen

bleiben, nur selten ein kurzes Stück in Art eines Ausbreitungsstromes zurückströmen. Der äußerste Saum des Podiums, der sich durch seinen Glanz von der übrigen homogenen Substanz meist deutlich abhebt, bleibt von Granulationen frei; niemals findet etwa eine Verdichtung der granulierten Substanz zu einer zähen dichten homogenen Rindenschicht statt, vielmehr ist letztere stets Produkt der Intergranularsubstanz.

Folgende Tatsachen erscheinen mir von besonderer Wichtigkeit. Wenn bei Bildung eines Podiums die Intergranularsubstanz vorströmt, setzt sie sich zunächst scharf von den Granulationen ab, die sich an der Grenze dichter anordnen und auch die Molekularbewegung vermissen lassen (Fig. 11 *a* und *c*). Erst beim Vorstrom der Granulation verwischt sich diese Grenze. Sehr klar beobachtet man diese Verhältnisse, wenn bei Abschluß der Bildung eines Podiums, unmittelbar vor Beginn der Reaktion, seitlich kurze Vortreibungen an ihm entstehen (Fig. 11 *b*), die selten größere Länge erreichen, dafür oft das ganze Podium überdecken (Fig. 12 *b*), so daß es von Buckeln übersät erscheint. Breitet sich die Vorquellung der Intergranularsubstanz, wie häufig der Fall, über das ganze Podium aus, so zeigt dies alsdann eine scharf begrenzte granulierte Achse (Fig. 11 *d*), die sich in größere Seitenäste des Podiums fortsetzen kann. Es kommen dabei kreuzförmige Figuren, wie Figur 11 *e* sie darstellt, zustande. Die Granula liegen in der Achse dichter gedrängt als zunächst im Podium, was sich aus der Vorquellung der Intergranularsubstanz ohne weiteres erklärt.

Die eigenartige Tropfenbildung an den ausgestreckten Pseudopodien, die sich zur Kontraktion anschicken, wurde bereits von Verworn (1892) für Difflugien beobachtet, hier aber nur als Reaktionsvorgang auf mechanischen Reiz (Erschütterung) beschrieben. Der erwähnte Achsenstrang zieht sich nach ihm rascher zurück als die homogene Außensubstanz, so daß letztere gelegentlich abgestreift wird. Nach Penard (1902) ist die Tropfenbildung bei Reaktion der Podien besonders für *D. capreolata* charakteristisch, wurde aber auch bei anderen Formen beobachtet. Ich selbst fand sie nicht bei allen Exemplaren von *D. lobostoma* und überhaupt wenig ausgeprägt bei den anderen Formen; bei einzelnen Lobostomen war sie dagegen immer festzustellen. Manchmal zeigte sich in der granulierten Podienachse eine Art longitudinaler Zerklüftung, die an Fibrillenstruktur erinnerte, natürlich aber nur eine vorübergehende Struktur repräsentierte.

Während somit die Strömung des Ektosarks in innigster Beziehung zum Verhalten der Hyalomgranulation steht — eine Tat-

sache, die für das Verständnis der Lokomotion bei den Hyalodromen von der allergrößten Bedeutung ist (s. § 20 in Abschnitt 4) — fehlt jegliche Beziehung zur Bewegung der Podien, die bei allen Testaceen sehr schön beobachtet werden kann. Wenn ein ausgestrecktes Podium sich krümmt oder langsam schlagende Bewegung ausführt, dauert im Innern der molekulare Tanz der Granulation an. In Ruhe befindet sich die periphere Schicht des Podiums, die, wie bereits erwähnt, allein von Intergranularsubstanz gebildet wird. Daß diese Schicht von fester Beschaffenheit ist, ergibt sich auch daraus, daß Granula, die mit ihr in Berührung kommen, ihren molekularen Tanz einstellen und die Ruhelage einnehmen. Es kann nun wohl keinem Zweifel unterliegen, daß an diesen vorübergehend auftretenden festen Grenzsaum, der natürlich bei der Bildung von Seitenzweigen oder bei der Retraktion des Podiums sich wieder verflüssigt, die Bewegungen der Podien gebunden sind. Das folgt mit Notwendigkeit schon aus der Zartheit so vieler Testaceenpodien, die oft an Dünne mit Fäden wetteifern (z. B. bei *Euglypha, Cyphoderia* usw.). Hier ist eine flüssige Innensubstanz, deren Strömung Wachstum und Einziehung der Podien vermittelt, nur spurenhaft vorhanden, jedoch, besonders wenn Entosarkkörnchen gelegentlich in das Podium eintreten, mit Sicherheit nachweisbar. Gerade diese sehr zarten Hyalopodien, die die Gruppe der Filosa charakterisieren, sind aber durch große Beweglichkeit, nicht selten auch durch die Fähigkeit sehr schneller Kontraktion (z. B. bei *Paulinella chromatophora*, Lauterborn 1895) ausgezeichnet; von *Cyphoderia* ist das plötzliche Zusammenfließen der Podien zu Tropfen oder schnelle spiralige Kontraktion bekannt (Hertwig und Lesser 1874).

Auch für die Epipodien ist teilweise feste Beschaffenheit wenigstens in jenen Fällen anzunehmen, wenn der vordere Körperteil auf Reiz hin blitzschnell in die Schale zurückgezogen werden kann. Man beobachtet das z. B. bei *D. acuminata,* die deshalb schwer ausgestreckt zu konservieren ist, und bei *Hyalosphenia*, deren Epipodien nach Penard (1902), was ihre Konsistenz anlangt, direkt an die Achsenfäden der Heliozoen erinnern.

Bei der Fixierung der Difflugien verändert das Ektosark sein Aussehen sehr wenig (siehe dagegen weiter unten die Schilderung von den Amöben). Überrascht man die Tiere mit heißem Sublimat, was die besten Resultate — bei *D. acuminata* überhaupt allein ein Fixierungsresultat für die Pseudopodien — ergibt, so erscheint die Granulierung nicht dichter oder gröber als erst, nur minder gleichmäßig verteilt, insofern netzige Verklebungen der Granula auf-

treten, welche Gerüststrukturen, auch Vakuolen, vortäuschen oder direkt bilden können. Daß es sich hierbei um Gerinnungserscheinungen handelt, ist ohne weiteres klar. Zwar hat vor allem M. ZUELZER, im Anschluß an BÜTSCHLIS Angaben über Wabenstruktur bei den Amöben, auch für das Ektosark der *Diffl. urceolata* Wabenstruktur beschrieben, daß diese aber intra vitam nicht vorhanden ist, ergibt sich direkt aus der Molekularbewegung der frei im Pseudopodium strömenden Granulation, die in Form und Verhalten ohne Schwierigkeit (wenn das Podium dem Deckglas anliegt) zu untersuchen sind. Nehmen wir an, daß die Granula in den Knotenpunkten eines äußerst feinen Schaumes gelegen seien, so könnten sie nicht so lebhaft molekular tanzen, als es tatsächlich der Fall ist. Auch müßten sie weiter voneinander abliegen, als man es beobachtet (in Fig. 11 *b* ist die Verteilung der Granula sehr genau eingezeichnet). Aber auch am konservierten Material sieht man Verbindungen zwischen den Granula immer nur außerordentlich zart angedeutet und der Unterschied solcher Gerinnselstruktur zu einem echten gerüstigen Netz (Fig. 14—17) von Infusorien oder gar zu einem Wabenwerk ist in die Augen springend.

Immerhin ergibt sich aus den Präparaten, daß Verbindungen zwischen frei intra vitam präexistierenden Granula bei der Konservierung auftreten können, was jedenfalls eine bemerkenswerte Tatsache ist. Ich kann darin nur ein besonders eklatantes Hervortreten einer auch den lebenden Granula zukommenden Eigenschaft, nämlich des Vermögens, untereinander bestimmte räumliche Beziehungen einzugehen, erkennen. Denn wie in § 20 genauer dargelegt werden wird, handelt es sich bei den Annäherungen der Granula, wie sie Fig. 11 *b*, *c*, *d* und *e* zeigen, um aktive Erscheinungen, die von den Granula selbst bedingt werden. Da nun zugleich die Granula ihren molekularen Tanz aufgeben, so dürfte mit der Annäherung eine Formveränderung, etwa eine Art Fortsatzbildung gegen die benachbarten Granula hin verbunden sein. Ich konnte von solchen Fortsätzen intra vitam granularum nichts erkennen, indessen dürfte es sich um sehr zarte Brücken handeln, die mikroskopisch gar nicht unterschieden werden können, die aber bei der Fixierung deutlicher hervortreten — vielleicht werden sie auf den heftigen Fixationsreiz hin stärker ausgebildet — und dann die netzige Gerinnselstruktur bedingen (siehe dazu auch § 5).

Die homogenen Säume des Difflugienektosarks und die Tropfen bei Einleitung oder Rückgängigmachung der Pseudopodienbildung zeigen am fixierten Material Strukturen, die also erst durch die

Reagentienwirkung entstehen. Platte Säume, z. B. von *Arcella*, können ganz homogen bleiben oder doch nur lokal Verdichtungen aufweisen; in anderen Fällen jedoch und vor allem in den Tropfenbildungen von *D. lobostoma* treten lockere Gerinnsel auf, deren granuläre Elemente zarter sind als die vitale Granulation. Der homogene Grenzsaum tritt nun auch besonders deutlich hervor (siehe hierzu die anschließenden Mitteilungen über die Amöben).

Wie bereits in § 6 und eingangs dieses Paragraphen erwähnt wurde, kommt Granulierung auch dem Hyaloplasma mancher Amöben zu. Ich untersuchte *A. fluida*, über die schon Penard 1902 entsprechende Angaben macht, und *A. radiosa* (marin), die sich in mancher Hinsicht interessant erwies. Bei *A. fluida* erscheint das Hyalom leicht getrübt und zeigt unter stärksten Vergrößerungen kleine Granula, die lebhaft strömen und molekular tanzen. Solcher Tanz gilt übrigens auch für die Entosarkkörnchen im vordersten Körperbereich, während rückwärts das Sark in Ruhe erscheint oder nur schwache Strömungen aufweist. Überhaupt ist eine scharfe Grenze zwischen Granulierung und Körnelung nicht zu ziehen; beiderlei Einlagerungen gehen auch der Größe nach ineinander über. Dasselbe gilt auch für die marine *A. radiosa*, bei der die Körnelung sich weiter auf die Pseudopodien ausbreitet als bei der Süßwasserform und, wie es scheint, zum Teil als allgemeine Plasmagranulierung aufzufassen ist, deren Beziehung zur Pseudopodienbildung, in ähnlichem Sinne wie bei den Difflugien, aus Fig. 10*d* und *e* hervorgeht.

Bei dieser Gelegenheit will ich betonen, daß funktionell, nämlich in Hinsicht auf die Pseudopodienbildung, auch die Entosarkkörnelung manch anderer Amöbenformen sich an die Granulierung der Difflugien anschließt. Die oft zu beobachtende Tatsache, daß in die Pseudopodien, z. B. der *A. guttula*, das Entosark erst nach einer verschieden langen Frist einströmt, erscheint mir erschöpfend deutbar nur durch Annahme willkürlichen Verhaltens der Körner. Somit würde sich die verwandtschaftliche Beziehung der Körner zu den Granula inniger gestalten, als man allein aus den Erfahrungen an den Difflugien schließen möchte. Ich werde auf diesen Punkt in § 17 und 20 zurückzukommen haben.

Bei *A. fluida* sieht man nicht selten am Vorderrand eine zu diesem konzentrische Streifung des Ektosarks (Fig. 13*a*), die auf Anordnung der Granula zurückzuführen ist. Das ergibt besonders klar konserviertes Material, das strukturell sich wenig verschieden gegen das lebende erweist, nur ist alles deutlicher zu sehen und so tritt auch die konzentrische Anordnung schärfer hervor (Fig. 13*b*).

Hinsichtlich fixierter mariner Radiosen ist zu erwähnen, daß auch in den ungranulierten Pseudopodienabschnitten zarte Gerinnsel auftreten, nur die Endabschnitte erscheinen nach wie vor homogen. Auf solche Gerinnsel möchte ich, wie bereits in § 6 erwähnt, die Angaben Bütschlis (1892) einer Wabenstruktur bei *A. radiosa* zurückführen. Ein mir unerklärlicher Punkt bleibt nur die Angabe „vitaler" Wabenstruktur bei der Süßwasserradiosa, die feinerer Granulationen entbehrt, so daß also alle mir möglich erscheinenden Grundlagen für die mikroskopische Wahrnehmung einer maschigen Struktur entfallen und ich mir absolut nicht vorstellen kann, durch welche Faktoren Bütschli getäuscht wurde.

§ 11. Struktur des Hyaloplasmas.

Die von den Difflugien und einigen Amöben beschriebene Granulierung des Hyaloplasmas ist als dessen Eigenstruktur aufzufassen und demnach im allgemeinen von der Körnelung des Entosarks wohl zu unterscheiden. Ich habe bereits betont, daß trotzdem in jeder Hinsicht eine innige Verwandtschaft der Granulierung zur Körnelung vorzuliegen scheint, die in § 17 noch weiter zu diskutieren sein wird; für die Beurteilung des Hyaloplasmas im allgemeinen kommt jedoch die Körnelung für uns nicht in Betracht und wird deshalb im folgenden vernachlässigt werden. Es frägt sich nun, wie das granuläre Hyalom der Difflugien zum homogenen der Amöben und vieler andern Testaceen in Beziehung gebracht werden kann. Fehlt dem homogenen Hyalom eine Granulierung ganz oder ist sie nur von submikroskopischer Feinheit, so daß sie am lebenden Objekt selbst mit den stärksten Vergrößerungen nicht unterschieden werden kann?

Diese Frage ist leicht und mit Sicherheit zu beantworten. Auch den Formen mit homogenem Hyalom fehlt die Granulierung nicht, ist jedoch eine submikroskopische. Erstens gibt es Übergänge zwischen dem granulierten und homogenen Zustand; wie schon erwähnt, sind die Granula bei *D. acuminata* derart fein, daß sie nur als eine Art Nebel erkannt werden können. Bei *Hyalopus dujardini* (siehe unter Linodromen, § 2) kann zweitens das homogene Hyalom auf Reiz hin, intra vitam, granulär gerinnen, wobei eine Auflösung der Granula nach einiger Zeit, wenn auch nicht sicher erwiesen, doch sehr wahrscheinlich ist. Was bei *Hyalopus* bereits auf Reiz hin (nicht immer! vermutlich bedarf es eines spezifischen Reizes) eintritt, das tritt nun drittens bei allen Formen mit homogenem Hyalom bei der Fixierung oder auch beim Absterben (durch Druck

oder Wasserentziehung) stets ein. Zusatz der verschiedensten Reagentien (Sublimat, Alkohol, Formol, Pikrinsäure u. a. mehr) bringt das Hyaloplasma momentan zur Gerinnung, so daß der Gegensatz von Ekto- und Entosark wie mit einem Schlage aufgehoben erscheint, da in dem granulären Gerinnsel die Entosarkkörnchen, wenn sie geringe Größe besitzen, ganz verschwinden.

Der bei Fixierung im Hyalom auftretende gerinnselige Niederschlag kann nichts anders sein als Vergröberung einer Struktur, die auch in der homogenen lebenden Substanz enthalten sein muß. Das läßt sich durch folgende Beobachtungen beweisen. Auch das homogene Plasma ist ersichtlich lokal von verschiedener Dichte. Es wurde bereits im § 8 auf die Hyalombeschaffenheit von *A. ranarum* bei der Pseudopodienbildung hingewiesen. Ein lappen- oder halbkreisförmiges Pseudopodium zeigt gegen außen hin eine Verdichtungszone (Rinde), ist aber auch vom übrigen Ektosark mehr oder weniger deutlich durch einen stärker glänzenden Streifen begrenzt, der unscharf in die mattere Substanz des Podiums übergeht (Fig. 8 *c*) und allmählich undeutlich wird. Gleiches kann man auch an Pseudopodien andrer Formen (*A. guttula, radiosa* u. a. mehr) beobachten. Fixiert man ein Tier in solchem Zustand, so erscheint die auftretende Granulation lokal von verschiedener Dichte. Dicht granulär (Fig. 13 *b*) oder sogar ganz homogen als stark glänzender Saum (Fig. 8 *d*) erscheint die Rinde; dicht geordnet sind ferner die Granulationen an den glänzenden Innenkonturen des Podiums, locker dagegen im Innern des Podiums. Somit ist der besonders lebhafte Glanz eines Podiums an den betreffenden Stellen auf die besondere Dichte der submikroskopisch vorhandenen granulierten Substanz zurückzuführen; an den matteren Stellen überwiegt die Intergranularsubstanz an Menge.

Die Intergranularsubstanz kommt, wie mir scheint, bei Einwirkung von Pikrinsäure isoliert zur Darstellung. Fixiert man eine Amöbe aus dem Froschdarm mit Pikrinsäure, so gerinnt sofort das homogene Hyaloplasma granulär. Nach einiger Zeit tritt seitlich ein (selten zwei) Tropfen hervor, der die glänzende, granulär geronnene Hyalomrinde sprengt, an Größe zunimmt, bis er fast zwei Drittel des Amöbenumfangs gleichkommt und sich dann vom Tier ganz ablöst. Zum Vakuoleninhalt des getöteten Tieres steht dieser Tropfen in keiner Beziehung, auch unterscheidet er sich optisch durch schwachen Glanz vom Wasser, mit dem er sich nicht direkt mischt. Allmählich tritt in ihm eine Entmischung auf. Es sondert sich eine dünne zähere Rinde, die aber die Hyaloplasmarinde

bei weitem nicht an Glanz erreicht, vom matten Inhalt, der nun unter Zerbröckelung jener sich mit dem Wasser mischt, wobei der Tropfen unsichtbar wird. Bei dem ganzen Prozeß kann es sich wohl nur um Verquellung der intergranularen Substanz handeln, die sich bei der Volumzunahme von der granulierten Substanz sondert. Vielleicht gibt die hier mitgeteilte Methode ihrer Isolation ein Mittel zur näheren chemischen Untersuchung an die Hand.

Fasse ich jetzt die mitgeteilten Befunde über das Hyaloplasma der Hyalodromen zusammen, so ergibt sich folgendes. Das Hyaloplasma besteht aus einer granulären und aus einer homogenen, flüssigen Substanz. Die Granulationen sind zumeist von solch außerordentlicher Feinheit, daß sie mikroskopisch intra vitam nicht nachweisbar sind. In relativ wenigen Fällen kann man sie mit stärksten Vergrößerungen andeutungsweise oder deutlich unterscheiden. Wie es scheint, finden sich Übergänge zur Entosarkkörnelung, deren Elemente nichts anderes als besonders große Granula darstellen dürften. Die bei der Fixierung im intra vitam homogenen Plasma hervortretenden Granulationen sind wohl Verklebungsprodukte der submikroskopischen Teilchen. Wenigstens läßt sich Neigung zur Verklebung bei der Fixierung (und andeutungsweise auch intra vitam) an den größeren Granulationen der Difflugien nachweisen.

Über die intragranuläre Substanz kann hier nichts weiter ausgesagt werden, als daß sie in verschiedener Menge zwischen den Granulationen auftreten kann und diese Differenz vom Einfluß der Granula abhängt. Siehe Genaueres in § 17, Abschnitt 4.

3. ABSCHNITT.

Infusorien, Gregarinen und Metaphyten.

In diesem Abschnitt vereinige ich Befunde an verschiedenen Protistengruppen sowie an Metaphyten, da meine Untersuchungen an diesen Organismen viel lückenhafter als die an den Linodromen und Hyalodromen sind. Vor allem gilt das für die Gregarinen und Metaphyten, deren nur je eine Form zur Besprechung kommt. Von Infusorien wurde eine größere Zahl untersucht, von denen sich aber nicht alle zur genaueren Darstellung günstig erwiesen. Zunächst gehe ich auf die Infusorien ein.

A. Infusorien.

Am Infusorienkörper wird, wie bei den Amöben, ein Ektosark vom Entosark unterschieden (Bütschli). Während das Entosark im allge-

meinen sehr gleichartig ist und als flüssige, oft strömende, schaumig struierte Masse mit eingelagerten Körnern, Vakuolen und Kernen beschrieben wird, weist das Ektosark beträchtliche Differenzen hinsichtlich seines strukturellen Aufbaues auf. Es besteht, den vorliegenden Angaben entsprechend, bald nur aus einer Pellicula, bald aus einer solchen mitsamt angrenzender Alveolarschicht, bald aus einem dichten homogenen Saum, bald aus einer Pellicula mit unterliegendem, wabig struierten Kortikalsark, bald aus Pellicula, Alveolarsaum und Kortex zusammen. Ausschließlich eine Pellicula kommt z. B. *Chilodon* zu; Pellicula und Alveolarsaum finden sich bei *Prorodon* und *Bursaria;* Pellicula und Kortikalplasma bei *Paramaecium, Carchesium* und *Spirostomum;* ein einfach homogenes Ektoplasma zeigen *Stentor* und *Nyctotherus;* zu dieser homogenen Grenzschicht gesellt sich noch ein Kortikalplasma bei *Opalina* (Beispiele zitiert nach N. Maier). Für nicht wenige Formen liegen differente Angaben vor; so sollen z. B. Paramaecium und Stentor nach Bütschli einen Alveolarsaum besitzen, er wird jedoch von verschiedenen Autoren in Abrede gestellt.

Von fädigen und fibrillären Strukturen des Ektosarks ist, außer den hier nicht näher zu berücksichtigenden Myonemen, bis jetzt nur wenig bekannt geworden. So wurden fibrilläre Fortsetzungen der Cirren bei *Stylonychia* bereits 1880 von Engelmann beobachtet und bis ins Entosark hinein verfolgt (siehe auch Prowazek, 1902). Die Membranellen der adoralen Zone bei Heterotrichen und Hypotrichen sitzen auf Basallamellen auf, die sich in Endfibrillen ausziehen können; bei *Stentor* vereinigen sich diese Endfibrillen der adoralen Membranellenzone zu einer Basalfibrille, welche parallel zur Oberfläche im Entosark verläuft (Schuberg u. a.). Für *Bursaria* gelten ähnliche Verhältnisse (Schuberg u. a.), auf die hier, wie auch auf die homologen Strukturen anderer Formen, nicht näher oder nur nebenbei eingegangen werden wird. Für Wimpern wurden Wurzelapparate — wie die erwähnten Bildungen, die als Stützorgane zu deuten sind, bezeichnet werden — bis jetzt nicht mit Sicherheit dargestellt. Bütschli gibt 1887, pag. 1327 an, daß er bei *Condylostoma patens* feine Fädchen sah, die vom Myonem zur Wimperbasis aufstiegen, und schildert für *Stentor* etwas ähnliches, an dessen Realität er später aber wieder zweifelhaft wurde.

Ganz allgemein scheinen den Wimpern, Cirren, Tastborsten, Membranellen und undulierenden Membranen Basalkörner oder Summen solcher (Basalsäume) zuzukommen, die den Basalkörnern der Wimpern und Geißeln bei Metazoenzellen homolog sind. Be-

sonders N. Maiers schöne Untersuchungen haben in dieser Richtung unsere Kenntnisse wesentlich bereichert. Immer handelt es sich um je ein Korn an Basis einer Cilie; Diplochondren wurden nicht beobachtet.

Aus den mitgeteilten Befunden geht hervor, daß feste Gerüststrukturen im Sark der Infusorien entweder ganz fehlen oder doch nur eine ganz bescheidene Rolle spielen, d. h. allein zur Verankerung von größeren einheitlichen Wimperkomplexen (Membranellen, Cirren) Verwendung finden. Da nun meinen und vieler anderer Autoren Erfahrungen gemäß in flimmernden Metazoenzellen eine auffällige Beziehung der Cilien zum fädigen Gerüstbau des Sarks besteht, derart, daß entweder alle Gerüstfäden oder wenigstens ein Teil derselben (gelegentlich nur einer: Zentralwimperzellen) sich in Cilien fortsetzen und von einem außerdem vorhandenen wabigen Gerüst im Sinne Bütschlis nichts nachweisbar ist, so erschien es mir wünschenswert, einige Ciliatenformen selbst genau zu studieren, um die Verwandtschaft oder Differenz beider Sarkarten in Hinsicht auf die berührten Punkte aus eigener Anschauung kennen zu lernen. Im folgenden kommen zur Besprechung Befunde vor allem an *Opalina ranarum*, *Balantidium coli*, *Nyctotherus cordiformis*, *Bursaria truncatella* und *Stentor coeruleus* (und *polymorphus*). Andere Formen, die ich hier nicht näher aufzählen will, werden nur in Hinsicht auf die eine oder andere Frage gestreift. Ich beginne mit der Darstellung des Sarkgerüstes; das Hyaloplasma und die kontraktilen Vakuolen finden später Berücksichtigung.

§ 12. Gerüst (Linom).

Bei *Opalina ranarum* (Fig. 14) ergab sich ein überraschender Befund. Alle Wimpern (deren Basalkörner bereits von N. Maier beschrieben wurden) setzen sich in mit Eisenhämatoxylin schwärzbare Fäden fort, welche das kortikale Sark in meist schiefer Richtung durchsetzen und ins Entosark eintreten. Wie es scheint, vereinigen sich die Wurzeln mehrerer Cilien oft zu einheitlichen Fäden, deren Verlauf ein nur schwach gewundener ist. Von solchen Fäden, die nicht selten auf lange Strecken verfolgt werden können, ist das Entosark reich durchsetzt. Wie sie im Innern enden, konnte nicht ermittelt werden; auch nicht ob sie wieder zur Peripherie zurückkehren. Mit überkreuzenden Fäden treten sie in direkte Verbindung und gelegentlich sieht man von ihnen unter spitzem Winkel abgehende Zweige, welche Bilder wohl Aufteilung in die in ihnen enthaltenen Unterelemente repräsentieren. Die zahlreichen Kerne

erscheinen an ihnen befestigt, ebenso die großen scheibenförmigen Körner, die Zeller entdeckte.

Die erwähnten Fäden, die bis jetzt ganz unbekannt blieben, repräsentieren Stützfibrillen, wie sie ja in Wimperzellen der Metazoen weit verbreitet sind. Neben ihnen kommen noch zartere Fäden vor, die wohl als Elementarfäden gedeutet werden dürfen und die nicht zur Wimperung in Beziehung stehen. Sie bilden ein überaus zartes netziges Gerüst (Fig. 14 *b*), das besonders dicht im Ektosark (Fig. 14 *c*) entwickelt ist und bis jetzt (Bütschli, Maier u. a.) als Wabenwerk gedeutet wurde. Daß es sich nicht um Wabenwandungen handelt, legt schon die leicht konstatierbare[1]) Anwesenheit der Stützfibrillen nahe, ergibt sich aber auch aus direkter Beobachtung. Man sieht die feinen Fäden, wenn quergeschnitten, in Höhe und Tiefe weiterlaufen und konstatiert alle Übergänge zu den Fibrillen. Allerdings ist das Ektosark der ungünstigste Ort zur Entscheidung der Strukturfrage, da hier die Maschen am engsten und ihre Lücken durch eine homogene dichte Substanz ausgefüllt sind, die die Unterscheidung der Fäden überhaupt erschwert. Im Entosark aber läßt sich die Netzbildung der Fäden, die mit voller Bestimmtheit als solche hervortreten, unschwer erkennen. An den Netzknoten sieht man eine kornartige Schwellung der Fäden; um echte Körner handelt es sich dabei nicht.

Die Elementarfäden des Kortikalsarks verlaufen bei weitem nicht immer senkrecht zur äußeren Kontur und von einem echten Alveolarsaum kann nicht die Rede sein (gegen Bütschli). Sie dürften wohl in Beziehung zu der eigenartigen Skulptur der Oberfläche zwischen den Cilienstreifen (Fig. 14 *d*) stehen, die von N. Maier richtig dargestellt und bereits von Zeller gesehen wurde. Es handelt sich um feinste Längsleisten, deren etwa vier oder fünf auf den Zwischenraum zwischen zwei Cilienstreifen kommen. Bei Flächenbetrachtung treten deutlicher als diese Längsleisten Querlinien hervor, deren Anordnung, wie es scheint, unabhängig von den Basalkörnern benachbarter Cilienstreifen ist. Die Längsleisten ziehen über diese Querlinien hinweg; wahrscheinlich entspricht jedem Kreuzungspunkt das Ende eines Elementarfadens, der sich wohl in die Leisten fortsetzen dürfte; indessen konnte diese Frage nicht sicher entschieden werden.

Die hier mitgeteilten Befunde sind von fundamentaler Wichtigkeit. Sie stellen den ersten unanfechtbaren Nachweis eines echten

[1]) Das Material war in Formol-Osmiumsäure und in Formol-Salpetersäure konserviert.

Gerüsts bei Infusorien dar. Daß es sich um ein Linom handelt, nicht bloß um eine Gerinnselbildung, wie sie die bei der Fixierung entstehenden Amöbengerüste repräsentieren, ergibt sich aus der Beziehung der Fäden zu den Wimpern und ferner direkt aus dem mikroskopischen Bild, das an Klarheit nichts zu wünschen übrig läßt. Die Fäden sind deutlich individualisierte Gebilde und die Netzknoten erscheinen als unwesentliche Verdickungen, während umgekehrt an den Gerinnselgerüsten die Granula die Hauptsache sind und die Verbindungen von nebensächlicher Bedeutung. Ich fasse überhaupt die Netzbildung als eine vorübergehende Erscheinung auf, glaube also, daß die Verbindungen sich beliebig bilden und lösen können. Der Faden ist hier das Primäre, bei den Gerinnseln ist es dagegen das Granulum. Diese Anschauung wird durch die Befunde an *Balantidium* (siehe unten) weitgehend gestützt. Hinsichtlich meiner Darstellungen betone ich noch, daß sie genau mit dem Zeichenapparat ausgeführt sind und von der Fibrillenanordnung und Verknotung (Maschenweite) ein durchaus exaktes Bild geben. Der Gegensatz dieser Strukturen zu einem echten Wabenwerke ist in die Augen springend.

Bei *Nyctotherus cordiformis* Ehrbg. liegen die Verhältnisse ähnlich wie bei *Opalina*. Auch hier — und hier sogar vielfach noch günstiger — lassen sich Wimperwurzeln erkennen (Fig. 15*a*), die in ein fädiges Gerüstwerk des Entoplasmas übergehen. Die Elemente dieses Fadenwerkes sind durchwegs zarter als die stärkeren Fibrillen bei Opalina, bilden aber ein lockereres Maschenwerk als die Elementarfäden letzterer Form; Überkreuzungen der Fäden sind sehr schön festzustellen, von einem Wabenwerk ist nichts zu sehen. Viele Wimperwurzeln vereinigen sich zu derberen, gestreckten Fibrillen oder Fibrillenbündeln, die von einer der platten Seitenflächen zur andern sich ausspannen oder auch an den langen Schlund, bzw. an den Kern herantreten. Sie wurden bereits 1903 von Bezzenberger beschrieben. Durch solche Fibrillenzüge erscheint die eigenartige Körperform gewahrt.

Von weiteren Struktureinzelheiten seien folgende erwähnt. Nach N. Maier gibt es ein 3—4 μ dickes, homogenes Ektosark (sog. Cuticula, nach Bütschli gleich Pellicula plus Alveolarschicht), das als Äquivalent außer von Pellicula und Alveolarsaum auch von Kortikalsark gedeutet wird und die Basalkörner enthalten soll. Ich finde nur eine Pellicula, die zwischen den längsverlaufenden Cilienreihen durch nicht überall deutlich erkennbare quergestellte, feine Rippen verdickt wird. Ob jeder Cilie einer Reihe

eine Rippe entspricht, war nicht festzustellen. — Sehr kompliziert gebaut ist der lange, regelmäßig bogig gekrümmte und entsprechend der Krümmung abgeplattete Schlund. Die konvexe Fläche trägt quer gestellte Membranellen, die, wie MAIER fand, je aus zwei Reihen von Cilien bestehen und niedrigen Basallamellen (mit Basalkörnern) aufsitzen. An den Lamellen sind Wimperwurzeln, wie Fig. 15*b* zeigt, zu unterscheiden, die sich zu derberen, flächenhaft verlaufenden Fibrillen sammeln und durch deren Vermittlung zu den übrigen Basallamellen in Beziehung treten. N. MAIER glaubte diese Fibrillen regelmäßig längs zum Schlund verlaufend, was jedoch nicht der Fall ist; es handelt sich nur um unregelmäßig geordnete, basale Verbindungen der Lamellen. Die konkave Schlundseite trägt gegen außen hin eine mächtige Pellicularverdickung (Längsleiste), der nach MAIER auch longitudinale Fasern aufliegen sollen. Ich vermochte diese zu bestätigen und halte sie für Pellicularstrukturen; die Pellicula des Schlundes zeigt auch in den seitlichen Teilen flache Längsbänder. Unter diesen finden sich quer den Schlund umgreifende Fibrillen, die, wie mir schien, mit den Fasern unter den Basalleisten der Membranellen zusammenhängen, vielleicht aber auch zu den Stützfibrillen des Entosarks in Beziehung stehen. Um Myoneme handelt es sich keineswegs (mit MAIER, der die gleiche Deutung für die Fasern unter den Basallamellen zurückweist). — Auf die körnigen Einlagerungen im Sark von *Nyctotherus* kann hier nicht eingegangen werden.

Von *Balantidium entozoon* (des Froschrektums) habe ich sehr verschiedene Bilder erhalten. An gewissen Schnitten stimmt das Verhalten der Wimperwurzeln, die immer nachweisbar sind, durchaus mit dem der Wurzeln von *Nyctotherus* überein, insofern sie sich in ein inneres fädiges Gerüstwerk fortsetzen. In anderen Fällen fehlt dies Gerüstwerk dagegen vollständig und die Wimperwurzeln biegen dicht unter der Pellicula in flächenhaften Verlauf um, wodurch sie sich der Beobachtung entziehen. Nur in der Region des kurzen Schlundes findet man dann Beziehungen zur Pellicula der anderen Körperseite oder zum Schlunde. Für alle Fälle gilt jedoch die Anwesenheit derberer Fibrillenbündel, die einerseits von den dreieckigen Basallamellen der Membranellen (des Schlundes), andrerseits von der Wimperung neben dem Schlundeingang, opponiert zu den Membranellen, ihren Ursprung nehmen (Fig. 16*c*), das Entosark ungefähr parallel zueinander durchsetzen und gegen den After hin verlaufen, um oberhalb desselben in eigenartig bogigem Verlaufe zu enden (das Wie kann hier nicht im einzelnen genauer

dargestellt werden; zu sehen sind die Fibrillen in Fig. 16*a*). Diese derben Fibrillenzüge hat gleichfalls Bezzenberger (1903) bereits gesehen. Auch sonst scheinen einzelne minder auffällige Fibrillenzüge im Entosark gewöhnlich vorhanden zu sein, die jedoch nicht genauer studiert wurden.

Dies doppelte Verhalten erklärt sich wohl nur aus Ernährungszuständen. Betrachtung des lebenden Tieres zeigt das Entosark bei der rotierenden Lokomotion gleichfalls in rotierender Bewegung, wobei der Kern immer die gleiche Lage wahrt, meist auf einer Seite liegt, also nicht mit rotiert. Das ist nur möglich bei Mangel eines maschigen Fadenwerkes im Entosark, wie er ja auch durch viele Schnittbilder erwiesen wird. Vermutlich vermögen aber die Wimperwurzeln bei geringer Nahrungsaufnahme — worauf das Aussehen der geschnittenen Tiere hinweist — sich im Entosark auszubreiten, um bei reicher Nahrungsaufnahme wieder peripheriewärts verdrängt zu werden. In andrer Weise erscheint mir der differente Gerüstzustand nicht erklärbar. Diese Inkonstanz der Gerüstbildung in der hier angenommenen Abhängigkeit von physiologischen Zuständen halte ich nun für einen besonders charakteristischen Fall eines ganz allgemein gültigen Verhaltens. Bei den Gerüsten in sämtlichen Zellarten dürfte es sich immer um temporäre Erscheinungen handeln, wenn nicht durch Auftreten von Kittsubstanzen die Verknotungen fixiert werden.

Sehr bemerkenswerte Verhältnisse treffen wir bei *Bursaria truncatella* (Fig. 17). An Schnitten unterscheidet man, wie bekannt, einen deutlichen peripheren Alveolarsaum, der von einer feinen Pellicula überzogen ist, und darunter eine äußerst zartgerüstige Substanz in dünner Lage, die sich ins Innere in Form von anastomosierenden Balken und Bälkchen fortsetzt und derart auch zum Alveolarsaum des Schlundes in Beziehung tritt, zugleich den außerordentlich langen Kern in seiner Lage fixiert. Das Balkenwerk ist ziemlich gleichmäßig im ganzen Körper ausgebildet, nur dorsal über der Peristomhöhle und gegen deren hinteres Ende hin relativ locker und weitmaschig. Hier sieht man auch die Nahrungsballen eingelagert in die hellen Lückenräume. Über den feineren Bau dieses Gerüstes liegen bis jetzt genauere Angaben nicht vor; nur die gröberen Verhältnisse sind von Bütschli, Schuberg und N. Maier näher geschildert worden, wobei jedoch auch gewisse Punkte noch strittig bleiben.

Zunächst die Beziehung der Wimpern zum Alveolarsaum. Die Cilien sind in Längsreihen angeordnet, welche nach Schuberg der

feinen Längsstreifung der Pellicula entsprechen sollen. Auf Grund dieses Befundes wird der Zusammenhang der Cilien mit den seitlichen Wänden der Alveolarsaumwaben bestritten, während Bütschli ihn gerade annimmt und Maier ihn direkt nachzuweisen vermag. Ich kann Maiers Befund bestätigen, muß aber betonen, daß die Pellicularstreifen nicht mit den Cilienreihen zusammenfallen (Fig. 17 *a* und *b*), also Verhältnisse vorliegen, die von denen andrer Infusorien abweichen. Hierdurch findet der Schubergsche Irrtum seine Erklärung, um so mehr als es sehr feiner Schnitte ($^1/_2$ μ) und bester Konservierung (Flemming-Sublimat) bedarf, um völlig klare unzweideutige Bilder zu erhalten. Die Längsstreifen verlaufen zwischen den Cilienreihen und über deren Niveau, da die Pellicula sich dachfirstartig über jeder Wabe emporwölbt. Die kleinen Basalkörner der Cilien sind auffallenderweise immer paarig angeordnet, ein Verhalten, das Maier schon am bewimperten Septum der Peristomhöhle erkannte, das aber für das ganze Tier gilt und an guten Flächenschnitten leicht festgestellt werden kann. Um Diplochondren handelt es sich nicht, die Körnchen eines Paares liegen neben-, nicht übereinander.

Der Alveolarsaum zeigt außer den Wänden der radial gestellten Waben (über die gleich näher zu berichten sein wird) noch eine weitere feste Struktur, die bis jetzt ganz übersehen wurde. Die Waben werden nämlich in der Mitte von einem (oder mehreren?) Faden durchsetzt, der an der Längsleiste der Pellicula ausläuft. Daß es sich nicht um entsprechend gelegene Wabenkanten selbst handelt, erhellt daraus, daß gleichzeitig die seitlichen Kanten scharf sichtbar sind. In Fig. 17 *a* sind eine Anzahl solcher Innenfäden genau mit dem Zeichenapparat eingezeichnet. Übrigens läßt sich nicht mit Bestimmtheit angeben, ob derartige innere Fäden überall vorkommen; aber auch das Flächenbild des Alveolarsaumes läßt auf sie schließen (Fig. 17 *b*), da es komplizierter und minder regelmäßig erscheint, als es der Fall sein müßte, wenn nur die Kanten vorhanden wären. Der innere Faden steht durch feine Brücken mit den Kanten in Verbindung. Die Kanten selbst werden von senkrecht zur Pellicula aufsteigenden Fäden gebildet, die gleichfalls durch Brücken sich im Wandniveau verbinden und außerdem durch eine homogene Kittsubstanz zusammengehalten werden, die die Wandlücken abschließt. Auf den Schnitten erscheint daher der Wabeninhalt meist hell, die Wandung dagegen, in der die Fäden gut unterscheidbar sind, leicht tingiert (Eisenhämatoxylinschwärzung). Die Fäden sind dichter gestellt, als es aus der Zahl

der Wabenkanten zu entnehmen ist, was ja auch in der Anzahl der Basalkörner — immer zwei benachbart gelegen — zum Ausdruck kommt. Man ersieht aus diesen Angaben die außerordentlich komplizierte Struktur des Alveolarsaumes, die nur an sehr dünnen Schnitten sich einigermaßen befriedigend auflösen läßt.

An der Grenze zum Entosark sind die Wandungsfäden — ob auch die inneren, bleibt fraglich — kornartig verdickt und diese Körner insgesamt, die, wie es scheint, durch Brücken verbunden sind, bilden eine Art Limitans, die Ekto- und Entosark scheidet, aber von hellen Bahnen durchbrochen wird. Vermittelst dieser Lücken hängen die Alveolarräume mit den Safträumen des Entosarks zusammen. An der Ausmündungsstelle einer der zahlreichen kontraktilen Vakuolen, die am Schnitt leicht festzustellen sind, sind die Lücken stark erweitert (siehe über die kontraktilen Vakuolen weiter unten).

Die Fäden des Alveolarsaumes lassen sich leicht ins Entosark verfolgen. doch nur in die Grenzschicht, dicht unter der Limitans, hinein, wo noch einigermaßen ansehnliche Lücken im Gerüst vorhanden sind. Sehr rasch nimmt das Gerüst eine überaus feinmaschige Struktur an, die auch für das innere Balkenwerk des Entosarks (Fig. 17*c*) gilt. Hier sind Fäden auf etwas längere Strecken nur ausnahmsweise zu verfolgen; sie sind reichlich durch Brücken verbunden und außerdem findet sich zwischen ihnen eine schwach färbbare Substanz, die mit der Kittsubstanz der Wabenwände im Ektoplasma identisch sein dürfte, hier aber fast alle Lücken im Gerüst ausfüllt; nur wenige helle Bahnen verschiedenen Umfangs sind zu sehen. Derartig ist das Balkenwerk überall struiert; eine abweichende Partie stellt nur der Mundeingang dar, der sich längs der rechten Peristomwand als langer Spalt ausdehnt und den bereits Stein entdeckte (ohne jedoch die Bedeutung des Spalts sicher zu erkennen, was erst Schuberg gelang). Nach Maier ist das Gewebe am Mundspalt viel deutlicher wabig als sonst im Entosark und wird von ihm als Stomatoplasma zum Ektosark hinzugerechnet. Dieser Auffassung schließe ich mich an, wenn auch der Alveolarsaum nicht selten am Mundgewebe unterschieden werden kann und dann nur am Mundspalt selbst unterbrochen ist. Von einer wabigen Struktur kann jedoch keine Rede sein. Im Gegenteil ist das hier sehr locker struierte Sark deutlich fädig-netzig (Fig. 17*d*); es entbehrt der erwähnten homogenen Zwischensubstanz, was die Beurteilung der Strukturen erleichtert. Der Ausdruck Stomosark erscheint zur Unterscheidung des immerhin auffallenden Bezirks gut gewählt.

Vom Alveolarsaum des Peristoms sind folgende Strukturen zu erwähnen. Die Basalsäume der Membranellen, welche in querer Anordnung die an der linken Peristomseite verlaufende adorale Zone bilden, wurden von Maier als homogene Ektosarklamellen, die am freien Rand die doppelten Basalkornreihen der Membranellencilien tragen, beschrieben. In der Tat handelt es sich bei den Lamellen und ebenso beim sogenannten Peristomband, das rechts- und linksseitig am Eingang zum Peristom verläuft und mit dem sie sich verbinden (beides von Schuberg und Brauer nachgewiesen), um homogene Strukturen, die eine Bildung sui generis repräsentieren und, mit Maier, als Stützbildung aufzufassen sind, nicht als kontraktiler Apparat, wie Brauer, Bütschli und Schuberg meinen. Kontraktil dürften wohl nur die schwärzbaren Fibrillen sein, die im Umkreis des Peristombandes und an der Basis der Verbindungslamellen bis in die Nähe der Basallamellen der adoralen Zone längs verlaufen. Sie wurden von Bütschli (1889) beschrieben und bereits in dieser Weise gedeutet; die Einwände N. Maiers erscheinen mir nicht stichhaltig.

Bursaria gab, wohl infolge der Fixierung mit Flemmingscher Flüssigkeit (unter Sublimatzusatz), Gelegenheit, im Entosarkgerüst deutliche Wabenbildungen zu beobachten, wie sie in Fig. 17 *a* und *c* angedeutet sind. Daß es sich dabei um Ausfällungen intra vitam flüssiger homogener Substanzen in Anschluß an das präexistierende Gerüstnetz handelt, erscheint mir wenig zweifelhaft, obgleich auch die Möglichkeit intra vitam präexistierender Verkittungen von Netzlücken nicht bestimmt abgelehnt werden kann. Jedenfalls sehen wir, daß wabige Strukturen auf recht verschiedenem Wege entstehen können, nämlich entweder unter Teilnahme eines Fadengerüsts oder ohne Teilnahme eines solchen, einfach durch Verklebungen von Granulationen unter Formveränderungen dieser. In einem Flächengebilde (Vakuolenwand) können sehr wohl Fäden eingelagert sein, welche Beobachtung ich bereits 1891 mitteilte, die dann (1892) von Bütschli unberechtigter Weise schroff zurückgewiesen wurde.

Kontraktile Vakuolen waren an den von mir untersuchten Bursarien in reichlicher Zahl vorhanden. Zwar habe ich auf die Pulsation am lebenden Material nicht geachtet, doch können die an den Schnitten leicht feststellbaren runden Hohlräume, die zum Teil ins Ektosark, zum Teil in die Grenzschicht des Entosarks eingelagert sind, nichts anderes als kontraktile Vakuolen vorstellen, da sich der Alveolarsaum an den betreffenden Stellen verdünnt — die Waben sind gegen

innen hin seitlich abgebogen — und gelegentlich ein offener Porus vorhanden ist. Es lag also an meinem Material dasselbe Verhalten vor, wie es von CLAPARÈDE und LACHMANN, BÜTSCHLI und PROWAZEK (1899) angegeben worden ist. Die scharfe geschlossene Begrenzung unterscheidet, außer der Lage, die kontraktilen Vakuolen charakteristisch von den Hohlräumen des Entosarks, die insgesamt als ein einziger Binnenraum, der von Entosarkbalken durchsetzt wird, aufzufassen sind. Die Bildung der kontraktilen Vakuolen erscheint, ebenso wie die der Nahrungsvakuolen, vom Gerüst ganz unabhängig (siehe § 14).

Sehr schwierig gestalteten sich die Strukturuntersuchungen an *Stentor* (Fig. 18). Mir standen *St. coeruleus* und *polymorphus* zur Verfügung, die an Schnitten durch recht verschieden konserviertes Material Gerüststrukturen nur andeutungsweise unterscheiden ließen. Ich gebe die folgenden Mitteilungen, obgleich ich an der Existenz eines Linoms nicht zweifle, mit einigem Rückhalt und hoffe später Genaueres bieten zu können. Was ich beobachtete, ist kurz folgendes. Unter der Pellicula, der bei *St. coeruleus* das Pigment dicht anhaftet, liegen, wie bekannt, die Myoneme und ein wenig tiefer die Basalkörner der überaus zarten Cilien (N. MAIER). Soviel ich den Bildern entnehmen konnte, sind sie nicht, wie MAIER angibt, in einen homogenen Ektosarksaum eingebettet; es findet sich aber auch keine echte Alveolarschicht, wie sie BÜTSCHLI angibt. Vielmehr erkannte ich eine schmale, helle Grenzzone unter der Pellicula, die einerseits von Fußstücken der Wimpern, andrerseits von feinen Fädchen, die von den Myonemen abwärts ziehen, durchsetzt und basal durch zarte, flächenhaft verlaufende Fäden, welche von den Basalkörnern ausgehen und gewissermaßen eine Verbindung derselben nach Art einer Limitans darstellen, begrenzt wird (Fig. 18 *a*). Von der Existenz solch flächenhaft ziehender Fäden überzeugte mich auch die in Fig. 18 *b* abgebildete Stelle; immerhin erscheint Nachprüfung dieser überaus schwierig zu ermittelnden Befunde geboten.

Ich konstatierte ferner, daß sich die Wimpern in Wurzeln fortsetzen, die ins Entosark eindringen und hier sich der Beobachtung entziehen (Fig. 18 *a*). Im Entosark selbst, bzw. in dessen derben oder zarten Gerüstbalken, waren an günstigen Stellen feine longitudinal verlaufende Fäden zu unterscheiden, so wie es Fig. 18 *c* darstellt. Diese Fäden sind Elementarfäden, die nirgends zu derberen Fibrillenbildungen zusammentreten; hierin ist wohl auch der Grund zu suchen, weshalb das Gerüst bei *Stentor* so schwierig an

Schnitten nachgewiesen werden kann. Den bekannten Angaben über die Basallamellen und Endfibrillen der adoralen Membranellen habe ich nichts Neues hinzuzufügen.

Noch schwieriger als die Untersuchung von *Stentor* gestaltete sich die von *Paramaecium*, *Frontonia* und anderen Formen. Da ich zu einer klaren Anschauung der Struktur nicht gelangte, verzichte ich hier auf nähere Darstellung meiner Befunde.

§ 13. Hyalom.

Während das Linom für die Lokomotion und Gestaltsveränderung der Infusorien, in Form von Cilien, Membranellen, undulierenden Membranen und Cirren, sowie von Myonemen, von Bedeutung ist, kommt für die inneren Bewegungsvorgänge eine andere Substanz in Betracht, die dem Hyaloplasma der Plasmodromen entspricht und nun in folgendem genauer analysiert werden soll. Ich betone, daß meine Befunde auf irgend welche Vollständigkeit keinen Anspruch erheben. Sie können als vorläufige Mitteilung von eingehenderen Studien gelten, die zur Zeit in unserem Institute von Herrn Czwiklitzer unter meiner Leitung ausgeführt werden. Immerhin sind die erhaltenen Resultate von so großer Bedeutung und für meinen weiter unten im theoretischen Abschnitt darzulegenden allgemeinen Standpunkt so wichtig, daß ich sie hier nicht übergehen darf. Ihre Mitteilung wird mir auch Anlaß geben, zu den Befunden anderer Autoren Stellung zu nehmen.

Als Ausgangsbeispiel sei *Bursaria truncatella* gewählt. Das lebende Tier zeigt, wie bekannt, eine wundervolle Alveolarstruktur des Entosarks. Genauere Untersuchung, vor allem von Totopräparaten, lehrt jedoch, daß es sich nicht um echte geschlossene Vakuolen, sondern um ein inneres, zusammenhängendes Hohlraumsystem, das von Gerüstbalken durchsetzt und gegliedert wird, handelt. (Siehe auch im § 12 die Schilderung der Schnitte.) Es können wohl echte abgeschlossene Nahrungsvakuolen, neben den kontraktilen Vakuolen, auftreten, ihre Anwesenheit bestimmt aber nicht den Charakter des Bildes. Die Nahrung liegt entweder frei im inneren Lückensystem oder in Vakuolen eingeschlossen, über deren Entstehung und Beziehung zum Gerüst ich hier nichts Genaueres aussagen kann, da mir nur wenig Material zur Verfügung stand und ich zunächst auf diese Frage nicht achtete. Eine regelmäßige Zirkulation im Entosark fehlt bekanntlich. Man beobachtet nur ein Hin- und Herwogen des Gerüsts, wobei allerdings auch beträchtliche Verlagerungen und lokale Rotationen der leicht im

Auge behaltbaren Nahrungsvakuolen stattfinden. Inwieweit sich bei letzteren Vorgängen das Sarkgerüst beteiligt, war nicht sicher zu entscheiden; ich möchte annehmen, daß die Bewegungen der Vakuolen in erster Linie vom Hyaloplasma abhängig sind, auf das gleich eingegangen werden wird.

Schon bei geringem Drucke treten, wie Kölsch schildert, prächtig schaumige Tropfen — Teile des Entosarks — nach außen vor, die vollkommen gerüstfrei sind, nur aus Enchylem, aus einer stark lichtbrechenden Flüssigkeit und aus spärlichen Körnchen bestehen. In diesen Tropfen tritt allmählich eine Entschaumung auf, wobei das Enchylem spurlos, nachdem vorher viele Vakuolen sukzessive miteinander verflossen sind, verschwindet. So ergeben sich größere homogene Tropfen, die mannigfache Formveränderungen zeigen, sich gelegentlich, unter Wahrung des Zusammenhangs mit dem Tiere, lang ausziehen und dann wieder zurückgezogen werden. Beim Absterben gerinnt diese Substanz granulär. Die in ihr gelegenen Körnchen zeigen, solange sie flüssig ist, Eigenbewegung. Manchmal kommt es zur Isolation einer einzelnen Vakuole, die im umgebenden Wasser lange Zeit beharren kann. Sie erweist sich dann eingehüllt von einem glänzenden Saume, der formbeständig ist.

Die erwähnte glänzende Substanz, die sich mit Wasser nicht mischt und in ihrer Beschaffenheit geringe Differenzen aufweist, die die Körnchen enthält und der Formveränderung fähig ist, muß als Hyaloplasma gedeutet werden. Dafür spricht evident die Beziehung zum Enchylem der Vakuolen und zur Eigenbewegung der Sarkkörner, die bei Infusorien ebenso allgemein verbreitet ist wie bei den Lino- und Hyalodromen und ganz unabhängig von den regelmäßigen Strömungen z. B. des Paramaeciums (siehe den folgenden Paragraph) ist. Im Hyalom können nicht allein Enchylemtropfen, die bereits im frischen Tier vorgebildet sind, verschwinden, sondern auch durch Entmischung auftreten, so daß ursprünglich völlig homogenes oder nur körnerhaltiges Hyalom mehr oder weniger schnell sich mit Vakuolen durchsetzen kann. Ich glaube, daß es sich dabei um eine Absterbeerscheinung handelt, der sich die Gerinnung des zurückbleibenden, stärker glänzenden Materiales anschließt. Eventuell in den Tropfen mit austretendes Gerüst ist in ihnen sehr schwer mit einiger Sicherheit festzustellen (siehe die anschließenden Befunde bei *Stentor*).

Eng verwandt erweisen sich die Stentoren mit *Bursaria*. Bei *Stentor coeruleus* beobachtet man leicht innere Gerüstbalken in

mannigfacher Ausbildung zwischen zusammenhängenden Lückenräumen, außerdem aber auch geschlossene Vakuolen, deren Menge stark zu wechseln scheint. Die Gerüstbalken sind deutlich längsstreifig und ich glaube nicht fehlzugehen, wenn ich die Streifung auf die Anwesenheit von Fäden beziehe, wie sie an den Schnitten (§ 12) nachgewiesen werden konnten. Genaueres über die Bewegung der Stränge wurde noch nicht beobachtet, doch scheint mir das, was ich beobachtete, mit der Existenz eines geformten Gerüsts wohl vereinbar. Die unter Druck durch die Pellicula hindurch austretenden Sarktropfen verhalten sich ähnlich wie die von *Bursaria;* betont sei, daß sich auch von der Pellicula überzogene Tropfen bilden können. Während sich Entschaumungs- und Entmischungs-, bzw. Gerinnungsvorgänge im Hyaloplasma abspielen, kommt es auch zum Zerfall des Gerüsts, das, wie mir scheint, in eine feine Granulation zerstäubt, die in lebhafter Molekularbewegung das Hyalom und Wasser erfüllt. Sehr interessant sind manche Entmischungsbilder vom Hyalom. Dieses kann von kleinsten Vakuolen lokal durch und durch durchsetzt sein und derart ein echt schaumiges Aussehen annehmen. Dabei sieht man klar den überaus großen Unterschied solch echten Schaums gegen die sogenannten maschig-schaumigen Strukturen Bütschlis, wie sie bei Gerinnung im Hyalom auftreten. Man sollte meinen, daß eine Verwechslung beider für den geübten Mikroskopiker ganz unmöglich wäre.

Von Formen, die sich an *Bursaria* und *Stentor* anschließen, seien genannt: *Loxodes, Spirostomum, Dileptus, Trachelius.* Es kann hier auf sie nicht näher eingegangen werden.

Neben der *Bursaria*-Gruppe sind noch zwei andere Gruppen von Infusorien hinsichtlich des Verhaltens ihres Hyaloplasmas zu unterscheiden. Mit Kölsch nenne ich die eine die Paramaeciumgruppe. Bei *Paramaecium caudatum*, welche Form ich untersuchte, ist das Hyaloplasma von wesentlich anderer Beschaffenheit als bei *Bursaria*, was übrigens schon als notwendige Voraussetzung der regelmäßigen und relativ lebhaften Zyklose im Entosark erscheint. Es ist außerordentlich dünnflüssig und mischt sich bei direkter Berührung mit dem umgebenden Wasser spurlos mit ihm. Die aus einem gepreßten Tier austretenden Tropfen zeigen daher ein wesentliches Charakteristikum, das den Tropfen der ersteren Infusoriengruppe nicht notwendigerweise zukommt, sie sind von der Pellicula überzogen. Indessen ist die Hyalomkonsistenz doch nicht immer eine so dünnflüssige, als es eben erwähnt ward. Zunächst sei betont, daß sich der Tropfeninhalt mit dem der kontraktilen und Nahrungs-

vakuolen nicht mischt, also doch nicht rein wässeriger Natur ist, was für den Vakuoleninhalt gilt. In vielen Fällen besitzt er ferner leichten Glanz und ist derart auch optisch vom Wasser unterschieden; in solchen Tropfen treten Entmischungen ein, indem sich echt wässerige Tröpfchen von einer echt hyaloplasmatischen Substanz, die überdies zur Gerinnung neigt, sondern. Solche Gerinnungen sind von der Entosarkkörnelung, die in die Tropfen eintritt, an ihrer Feinheit leicht zu unterscheiden. Die durch Entmischung entstehende Schaumstruktur ist gleichfalls von der normalerweise vorliegenden Entosarkstruktur gänzlich verschieden. Ob im Entosark überhaupt Gerüstsubstanzen vorkommen, konnte nicht völlig sicher ermittelt werden, da hier ein Überfluß an Körnchen verschiedener Art vorliegt, der selbst an den Tropfen und am völlig zerfließenden Sark die Beurteilung erschwert. Man unterscheidet neben den Exkretkristallen runde, stark glänzende Körnchen verschiedener Größe, von denen sich immer viele, wie bekannt, mit Neutralrot färben und die durchwegs Eigenbewegung aufweisen; ferner massenhaft blasse schüsselförmige Körner, die erst beim Zerfließen deutlich sichtbar werden und nur Molekularbewegung zeigen. Solche schüsselförmige Körner scheinen überhaupt bei Infusorien weit verbreitet zu sein.

An *Paramaecium* schließen sich nach Kölsch zahlreiche Formen, z. B. *Nassula*, *Chilodon*, *Colpidium*, *Colpoda*, *Vorticella* u. a. an. Ich erwähne noch *Frontonia*, die ja auch im Besitz von Trichozysten mit *Paramaecium* verwandt erscheint.

Die oben erwähnte dritte Gruppe will ich die Stylonychiagruppe nennen. Bei Stylonychien, die gepreßt werden, beobachtet man durch die Pellicula austretende kleine Tröpfen, an denen es rasch zur Entmischung einer stark glänzenden, bläulich schimmernden Wandkruste von zäher speckiger Beschaffenheit und wässerigen Inhalts kommt, während zugleich die Tropfen die mannigfaltigsten Formen annehmen. Auch an größeren leichtflüssigen Tropfen treten außen diese „Myelingebilde“ auf. Sie sind von Kölsch besonders ausführlich für die eng sich anschließende Gattung *Prorodon* beschrieben worden und zeigen bald fädige, bald keulig geschwellte, birnförmige, ringartige oder flächenhafte Gestalt, erscheinen auch als Ketten, Hanteln usw. und bewegen sich schlängelnd, gleichsam tastend, bilden dabei pseudopodienartige Fortsätze, kurz, lassen ein überaus wechselndes interessantes Verhalten erkennen.[1]) Nach Kölsch ist dies sogenannte Myelin doppelbrechend und unterscheidet sich

[1]) Über künstliche Myelingebilde siehe Neubauer und vor allem Quincke.

dadurch vom Hyaloplasma, z. B. der *Opalina*, das einfachbrechend ist und deshalb als Paramyelin unterschieden wird.

Opalina, *Nyctotherus* und *Balantidium* schließen sich meiner Ansicht nach eng an *Stylonychia* und *Prorodon* an, weil die bei ihnen nachweisbaren, durch die Pellicula hindurch austretenden Tropfen ein relativ dichtes Hyaloplasma besitzen, das bei Entmischung ziemlichen Glanz und Zähigkeit annehmen kann, sich also — als Paramyelin — in diesem Zustand dem Myelin der *Stylonychia* nahe verwandt erweist. Übrigens wechselt das Verhalten des Hyaloms und nähert sich andrerseits wieder dem des Bursariahyaloms. Auf besondere Eigenheiten kann hier nicht eingegangen werden; nur möchte ich eine auch bei anderen Infusorien zu beobachtende Tatsache hier hervorheben, die mir von größter Wichtigkeit erscheint und auf die bei den Untersuchungen Czwiklitzers, die an die meinen anschließen, besonders geachtet werden wird. Bevor die Pellicula vom lokal sich ansammelnden Hyalom durchbrochen wird, bzw. wenn dieses sich wie bei Paramaecium überhaupt nur unter der Pellicula tropfig anhäuft und sie vorwölbt, beobachtet man die Kontur des Sarks gegen den Tropfen hin meist völlig intakt und ein Vorströmen der Entosarkkörner erfolgt, wenn überhaupt, erst später. Fehlt es nun, wie bei den Infusorien wohl im allgemeinen, an kompakten Grenzzonen des Sarks, die seine Deformation unter Druck verhindern könnten — so kann z. B. bei *Stentor* von einer scharfen festen Abgrenzung nicht die Rede sein (siehe § 12) —, so bleibt diese Formwahrung des Sarks rätselhaft. Sie läßt sich meiner Ansicht nach nur dann begreifen, wenn man die Tropfenbildung auf einen aktiven Einfluß der Sarkgranulationen zurückführt, wenn man also die Tropfenbildung in Parallele setzt zur Pseudopodienbildung der Hyalodromen, vor allem der Difflugien (§ 10). Diese Hypothese, die, wie gesagt, in unserem Institute noch näherer Prüfung unterliegt, erklärt auch ohne weiteres, warum die Tropfenbildung eine lokale ist, da sich doch der Druck im allgemeinen gleichmäßig am ganzen Tiere äußern muß. Es handelt sich dann um ein Reizgeschehen, dessen Bedingungen aus dem Druck allein nicht zu verstehen sind.

Betreffs der über die Zerfließungserscheinungen vorliegenden Literatur fasse ich mich hier kurz und nehme nur Rücksicht auf die letzte größere, dies Thema behandelnde Arbeit von K. Kölsch, die vor drei Jahren im Bütschlischen Institute entstand und als genauere Ausführung der Bütschlischen Ansichten erscheint. Nach Kölsch handelt es sich bei der Tropfenbildung des *Para-*

maeciums und anderer Formen um sogenannte Interalveolartropfen, d. h. die vortretenden, von der Pellicula überzogenen Tropfen sind nach ihm und BÜTSCHLI nichts weiter als durch diosmotische Wasseraufnahme von außen erweiterte Wabenräume des Alveolarsaums (der übrigens bei *Paramaecium*, wie N. MAIER richtig erkannte, ganz fehlt). Diese Ansicht ist unhaltbar, wie schon aus dem lokalen Auftreten der Tropfen hervorgeht; es handelt sich immer um Substanz des Entosarks, die nach außen vortritt. Auch müßte sich bei diosmotischer Wasseraufnahme der Tropfeninhalt mit dem der kontraktilen Vakuole mischen, was nicht der Fall ist; überhaupt erweist schon die regelmäßige Konturierung der kontraktilen und Nahrungsvakuolen, daß ihr Inhalt von einer chemisch abweichenden Substanz, die in die umgebende flüssige Entosarksubstanz, also ins Hyaloplasma, unmerklich übergeht, umschlossen ist. Dieses Hyaloplasma erscheint eben bei *Paramaecium* nur im allgemeinen äußerst dünnflüssig, also von Wasser, das durch Entmischung abgesondert werden kann, stark durchtränkt. Für die hier vertretene Auffassung des Hyaloplasmas bereitet dieser Befund keinerlei Schwierigkeit, da Substanzen von Lipoidcharakter (s. § 17) sich zwar nicht mit Wasser direkt mischen, wohl aber eine beträchtliche Aufnahmefähigkeit dafür besitzen.

Ein anderer Differenzpunkt meiner Befunde zu denen von KÖLSCH ist folgender. Nach KÖLSCH sollen das Myelin und Paramyelin, also verzähigtes Hyaloplasma, metamorphotische Degenerationsprodukte des Sarks sein. Zu solcher Ansicht liegt, wie ich finde, nicht der geringste Grund vor. Die tatsächlichen Befunde erweisen nichts anderes als die Existenz mehrerer Substanzen im Entosark, nämlich einer hyaloplasmatischen, einer enchylematischen (worunter ich die wässerigen Lösungen begreife), einer körnigen und in manchen (wahrscheinlich in allen) Fällen einer gerüstigen Substanz, welch letztere besonders schwierig zu beurteilen ist. Im Hyaloplasma können Entmischungen auftreten, die wohl Absterbeerscheinungen sind und mit der granulären Gerinnung zum Abschluß kommen; von einer Degeneration oder Zersetzung des Entosarks als Ganzes, dem eine Alveolarstruktur zugeschrieben wird, kann aber nicht und nirgends die Rede sein. Betreffs des Gerüsts glaube ich gleichfalls einen granulären Zerfall vertreten zu dürfen, muß also VERWORN, der im allgemeinen den körnigen Zerfall des Sarks angibt, gegen KÖLSCH, der ihn deswegen angreift, zustimmen.

Mit BÜTSCHLI unterscheidet KÖLSCH Zerfließen des Sarks, d. h. Auflösung desselben, wobei es zur Verflüssigung, oft geradezu

momentan, kommt, und die Tropfenbildung, die, wie bemerkt, durch Wasseraufnahme sich ergeben soll. Schon DUJARDIN unterschied diese beiden Arten der Sarkzerstörung bei den Infusorien; ich bin jedoch der Ansicht, daß eine Unterscheidung unberechtigt ist, da es sich nur um rein äußerliche Differenzen, d. h. um eine mehr oder weniger ausgiebige Zerstörung des Körpers handelt. Bemerkenswert bleibt, wie richtig bereits DUJARDIN das Sark, wenigstens soweit das Hyaloplasma in Betracht kommt, beurteilte. Er nennt es vollkommen homogen, elastisch, kontraktil, etwas stärker lichtbrechend als Wasser, aber viel weniger brechend als Öl, und beobachtete seine Unlöslichkeit, doch große Zerstörbarkeit in Wasser, die Gerinnung durch Reagentien- und Wärmewirkung, die leichte Löslichkeit in Alkalien und seine Klebrigkeit. Ich kann mich ihm in allen Stücken nur anschließen. Auch mit FABRE-DOMERGUES Anschauungen stimmen die meinen gut überein, insofern er ein homogenes Plasma, das die Tropfen liefert, und ein Gerüst, das im Tiere zurückbleibt, unterscheidet. Er nennt das erstere Paraplasma (mein Hyaloplasma) und das letztere Hyaloplasma (mein Linom). Von MAGGI sei erwähnt, daß er die Myelinfiguren nicht als Degenerationsprodukte des Sarks auffaßt, sondern nur durch Entmischung aus den Sarkodetropfen hervorgehen läßt. Ich bin in dieser Hinsicht ganz seiner Meinung, dagegen nicht in der andern, daß Myelin auch in den fettig aussehenden Körnern von *Oxytricha, Stylonychia* und *Loxodes* gegeben sein soll. Wenigstens haben die bei Druck auftretenden Myelinfiguren sicher gar nichts mit diesen Körnern zu tun.

§ 14. Kontraktile Vakuolen und Zyklose.

1. Kontraktile (pulsierende) Vakuolen.

Eins der am meisten studierten Organoide des Infusorienkörpers sind die kontraktilen (pulsierenden) Vakuolen (Systoletten nach HAECKEL). Ich werde mich hier nicht auf Schilderung der Infusorienvakuolen allein beschränken, sondern auch die Vakuolen anderer Gruppen zum Vergleich heranziehen. Das erscheint um so mehr gestattet, als alle pulsierenden Vakuolen, soweit bekannt, sich in der Hauptsache übereinstimmend verhalten und nur in Nebenpunkten Differenzen aufweisen. Aber gerade die Hauptpunkte, nämlich die Ursache der bestimmten Lokalisation im Sark, der Kontraktion und die funktionelle Bedeutung sind noch völlig unaufgeklärt und fordern immer wieder zu erneuten Untersuchungen auf.

Die kontraktilen Vakuolen kommen vor allem den Süßwasserprotisten zu, bei marinen Formen finden sie sich nur ausnahmsweise. Außer von den Infusorien (und Azineten), unter denen sie nur bei den Opalinen ganz vermißt werden, kennt man sie von den Amöbozoen und Heliozoen (den Radiolarien und Retikulosen scheinen sie ganz zu fehlen), ferner von den Flagellaten und Myxomyzeten, außerdem auch von Schwärmsporen der Algen und von einigen Zellarten der Metazoen (Kragenzellen der Spongien, manche Leukozyten). Ihre Zahl schwankt beträchtlich. Speziell für die Infusorien gilt zumeist die Einzahl. Zwei Vakuolen hat *Paramaecium*, vier können bei *Balantidium* vorkommen, viele bei *Bursaria*. Die Form ist, soweit nicht äußere Einflüsse (Formänderungen des Tieres, Strömungen oder Verschiebungen im Plasma) störend eingreifen, eine rein kugelrunde, nur bei der Entstehung (siehe unten) minder regelmäßig. Eine dauernd sich erhaltende, feste membranöse Umgrenzung scheint in allen Fällen zu fehlen. Ihre Existenz wurde vor allem von Lachmann und Claparède behauptet, ferner von Künstler (für Flagellaten), ja von de Vries wurde sogar die sogenannte Tonoplasttheorie aufgestellt, nach der die Vakuolen im allgemeinen und die kontraktilen Vakuolen im speziellen permanente Organe des Plasmas seien, die sich allein durch Teilung vermehren sollen. Gründe dafür sind erstens der tatsächliche Nachweis einer glänzenden doppeltkonturierten Hülle um die Vakuolen, die sich nicht nur vom Vakuoleninhalt, sondern auch von Sark meist recht deutlich abhebt; zweitens die Widerstandsfähigkeit der Vakuolenkontur gegen den Druck anstoßender Exkretkörper, die sie nur vorbuchten, nicht durchbrechen (Lachmann und Claparède); drittens die konstante Lage (siehe unten); viertens die Möglichkeit vollständiger Isolation aus dem Sark, wodurch sogar das Kontraktionsvermögen zunächst nicht aufgehoben zu werden braucht (von Pfeffer angegeben). Indessen lehrt genaue Beobachtung, daß die zusammenschrumpfende Wand der sich kontrahierenden Vakuole für die Bildung der neuen Vakuole nicht in Betracht kommt, sondern sich vielmehr im Sark spurlos auflöst bzw. mit ihm vermischt. Sie zieht sich zu einem undeutlich begrenzten Klümpchen zusammen, das sehr rasch verschwindet, übrigens meist überhaupt nicht nachweisbar ist. In diesem Sinne sprechen sich Wrzesniowski, Schwalbe, Maupas, Bütschli, Pfeffer, Rhumbler und viele andere Beobachter aus. Ich erwähne als eigenen Befund das Verhalten der kontraktilen Vakuole bei *Actinophrys*. Hier springt die Vakuole seitlich über den Körperrand vor; ihre äußere Wandung

legt sich bei der Systole in Falten zusammen, die bei der Diastole (Erweiterung) allmählich wieder angespannt und ausgeglichen werden (siehe Fig. 5 *b* und *c*, Taf. 4). Man könnte hierin einen Beweis für die Existenz einer persistierenden Membran erblicken und in der Tat scheint aus dem Befund zu folgen, daß das Wandungsmaterial direkt wieder bei der Neubildung der Vakuole Verwendung finden dürfte, da überhaupt anderweitiges Sark nur sehr beschränkt zur Verfügung steht. Indessen ist zu bedenken, daß die Systole der Vakuole eine gleichmäßige Kontraktion ihrer Wand zur Voraussetzung hat, demnach die Faltenbildung gar nicht die Wand, sondern nur umgebendes, in geringer Menge vorhandenes Sark betreffen kann. Auch muß rein theoretisch gegen die Persistenz der Wand eingewendet werden, daß sie doch nur eine scheinbare sein könnte, da es sich ja bei der Zusammenschrumpfung nicht bloß um eine Annäherung der Teilchen im Sinne der Wandfläche, sondern vielmehr vor allem um ihre Verlagerung im Sinne des Wanddurchmessers handeln muß. Die Bedeutung der Wandung für die Ausstoßung des Vakuoleninhalts steht fest (siehe unten); somit erkennen wir hier eine eigenartige Kontraktionserscheinung, die mit Strukturveränderung (Umlagerung der die Kontraktion bewirkenden Teilchen, Verklumpung) Hand in Hand geht. Eine derartig weitgehende Strukturveränderung bedeutet aber an sich schon Zerstörung der Wandung und es kann daher in keinem Falle von Persistenz der Wandung selbst, höchstens in manchen Fällen von Persistenz des Wandungsmateriales und von seiner Wiederverwendung, die aber niemals eine vollkommene sein wird, die Rede sein.

Betreffs der Vakuolenbildung sind zwei Modi zu unterscheiden. Meist entsteht die Vakuole durch Auftreten und Vergrößerung eines oder mehrerer wenig regelmäßig begrenzter Hohlräume im Sark, in denen sich wässerige Flüssigkeit ansammelt. Handelt es sich um mehrere Lücken, so verfließen diese allmählich zu einer größeren, die zunächst, nach Abschluß des Wachstums, noch unregelmäßig begrenzt sein kann, rasch aber rein kugelige Form annimmt und in diesem Zustande, als eigentliches pulsierendes Organ, sich kontrahiert. Die Abkugelung der Vakuole wird wohl mit Recht auf eine Verdichtung des umgebenden Plasmas, also auf die Bildung der Vakuolenhaut, zurückgeführt. Speziell kommt für die Hautbildung ausschließlich das Hyaloplasma in Betracht, von dem Verdichtung bereits in Hinsicht auf die oberflächlichen Schichten (bei Amöben) beschrieben wurde. Es sei hier bemerkt, daß der gleiche Entstehungsmodus auch für die Nahrungsvakuolen gilt, überhaupt

für jede regelmäßige Vakuolenstruktur im Sark. Dem Gerüst kommt keine wesentliche Bedeutung für die Vakuolenbildung zu. Es können wohl in die Haut der Nahrungsvakuolen Gerüstzüge eintreten, was z. B. bei Bursaria der Fall sein dürfte, der eigentliche dichte Abschluß des wässerigen Inhalts gegen die Umgebung wird aber nur vom Hyaloplasma bewirkt.

Der zweite Bildungsmodus ergibt sich aus der Existenz zuführender Kanäle (nur bei Ciliaten), von denen z. B. zwei bei *Stentor*, vier bei *Urocentrum*, zirka zehn bei *Paramaecium* und bei *Frontonia*, bei welch letzterer Form sie eine enorme Länge erreichen, entwickelt sind. Die zuführenden Kanäle sind konstante Sammelbahnen des Vakuoleninhalts, der sich an ihrem proximalen geschwellten Ende ansammelt und nach der Systole der vorhandenen Vakuole zur Bildung einer neuen, unter Austritt aus den Kanälen, zusammenfließt. Auch hierbei ergibt sich die regelmäßige Vakuolenform erst sukzessiv. Die Vakuole leitet sich nicht direkt von den Kanalenden selbst ab, sondern geht nur aus deren Inhalt hervor, der aus den Kanälen ausgestoßen wird und den Raum der früheren Vakuole einnimmt. Die Kanäle kontrahieren sich vom distalen Ende an sukzessiv fortschreitend bis gegen das proximale Ende hin, das also am stärksten geschwellt erscheint, wenn die distalen Kanalpartien leer oder wenig gefüllt sind. Stets erscheint ein Kanal wieder an derselben Stelle, an der er bei der Entleerung verschwand. Da ihm auch eine hautartige Wandung, wie der Vakuole selbst, zukommt, so ist aus dieser Konstanz der Lage auf stets neue Verwendung des gleichen Wandungsmateriales zu schließen. Die Wandung an sich, als bestimmtes Formgebilde, erhält sich natürlich ebensowenig konstant wie bei der Vakuole (siehe oben).

Zahllose Angaben erweisen, daß die pulsierenden Vakuolen fast ausnahmslos nach außen ausmünden. Die erste Angabe darüber stammt von O. Schmidt und ist seitdem, bis auf wenige Ausnahmen (siehe unten), immer wieder bestätigt worden. Die Ausmündung erklärt sich leicht aus der oberflächlichen Lage der Vakuolen im Protistenkörper; sie gehören dem Ektosark an, soweit ein solches überhaupt ausgebildet ist, springen aber auch ins Entosark mit ihrem inneren Abschnitt vor, ja sie können in gewissen Fällen (Myxomyzeten, auch Amöben) ganz ins Entosark eingesenkt sein. Wo eine Pellicula, wie bei den Infusorien, vorkommt, findet sich über der Vakuole ein Porus, eventuell auch deren mehrere, die gewöhnlich nur während der Wasserausstoßung sichtbar sind. Gelegentlich führt von der Vakuole ein feiner Ausführungsgang zum Porus

hin (besonders schön ausgebildet bei *Lembadion*). Bemerkt sei, daß statt direkter Ausmündung nach außen bei den Vortizellinen Ausmündung in das Vestibulum, und zwar auch diese nur indirekt, durch Vermittlung eines Reservoirs vorkommt. Der Porus fehlt natürlich, wenn die Pellicula fehlt, also bei Amöben und Myxomyzeten. Hier ist auch die Lage der Vakuolen minder konstant, doch gilt für Amöben im allgemeinen die Lage vor dem Hinterende, das wohl stets dieselbe Position am Körper behauptet (siehe § 6). Wechsel in der Lage wird übrigens auch für die kontraktilen Vakuolen bei Infusorien angegeben (von Schwalbe für *Trachelius*); ferner können (sekundäre) Vakuolen an Punkten, an denen vorher keine Ausstoßung stattfand, auftreten, vor allem erscheinen Abschnitte der zuführenden Kanäle zur Umbildung in selbständig funktionierende Vakuolen (z. B. bei Druck oder anderen Reizen) geeignet. Die Poren sind hier natürlich Neubildungen.

Die Ausstoßung des Vakuoleninhalts ist dann leicht zu konstatieren, wenn die Entwicklung der Vakuole eine Auftreibung des Körpers (z. B. bei Heliozoen und Amöben) bewirkt, die bei der Systole verschwindet. Wäre der Inhalt ins Sark entleert worden, so könnten nur unbedeutende Formschwankungen eintreten. Rhumbler konstatierte gelegentlich Wegschwemmung von Bakterien und anderen winzigen Körpern im angrenzenden Wasser bei der Systole; Jennings brachte *Paramaecium* in eine Tuschelösung und sah in dieser die austretende Flüssigkeit als helle, farblose Tropfen. Sehr beweisend ist das Verhalten von *Chilodon propellens*. Nach Engelmann bedient sich diese Form der Vakuolenpulsation zur Fortbewegung, indem die Flüssigkeit so heftig ausgetrieben wird, daß der Rückstoß des Wassers das Tier vorwärts reißt.

Entleerung tief gelegener Vakuolen ins Sark wurde beschrieben für Myxomyzeten (Pfeffer) und Amöben (Rhumbler, Penard, 1902, Prowazek, 1897), stellt aber wohl überall eine Ausnahme vor. An sich unterscheidet sich der Vorgang insofern wesentlich von der Entleerung nach außen, als keine Öffnung der Vakuole sichtbar wird, die Stoffabgabe also durch Diffusion nach allen Seiten hin (Rhumbler), durch die Wand hindurch, sich vollzieht.

Funktionell faßt man jetzt die pulsierenden Vakuolen im allgemeinen als Ausatmungsorgane auf, indem angenommen wird, daß das im Sark sich sammelnde Wasser mit Kohlensäure reich beladen sei, die auf diesem Wege nach außen gelangt. Bis jetzt ist diese Ansicht durchaus hypothetisch. Sie stützt sich einzig und allein auf eine Angabe K. Brandts, der fand, daß Hämatoxylin-

lösung in der Vakuole sich ins Braune verfärbt, wodurch die Anwesenheit freier Säure erwiesen würde. Indessen geht aus Brandts Angabe nur hervor, daß der Vakuoleninhalt beim Absterben des Tieres in der Hämatoxylinlösung (welche schädigend wirkt) braun verfärbt wird. Da nun aber das ganze Tier sich in gleicher Weise verfärbt, so ist die saure Reaktion in der Vakuole nicht ohne weiteres auf den normalen Stoffwechsel zu beziehen. Es muß berücksichtigt werden, daß sehr gute Säureindikatoren, wie z. B. das Neutralrot (das sich gelblich verfärbt), keine Verfärbungen in den kontraktilen Vakuolen zeigen, selbst wenn große Substanzmengen davon in den Körper aufgenommen wurden. — Noch viel weniger erwiesen als die Ausatmungsfunktion ist die exkretorische Funktion, die früher meist den pulsierenden Vakuolen zugeschrieben wurde (Leydig u. a.). Weder die Exkretvakuolen, noch die reichlich verteilten Exkretkörner des Entosarks stehen zu den Vakuolen in irgend welcher Beziehung. Auch sei auf Befunde Prowazeks (1898) hingewiesen, nach welchen Exkretion (Stoffausstoßung) überall an der Oberfläche des Körpers, durch die Pellicula hindurch, stattfinden kann (Exkretperlen). In Rücksicht hierauf wird man zu der Annahme veranlaßt, daß auch die Abscheidung der Kohlensäure an beliebigen Punkten zu erfolgen vermag. Die Funktion der kontraktilen Vakuolen wird dadurch aber völlig ins Dunkel gezogen.

Betreffs der Ursache der Vakuolenkontraktion sind zahlreiche Hypothesen aufgestellt worden, die alle versagen, da sie nicht sämtlichen Befunden über den Vorgang gerecht werden. Nach Bütschli handelt es sich einfach um eine Oberflächenspannungserscheinung. Sobald der Vakuoleninhalt durch Eröffnung des Porus mit dem umgebenden Wasser in Berührung kommt, soll er von diesem gewissermaßen aufgesogen werden, sowie jede Protuberanz eines großen Tropfens (als welcher das umgebende Wasser aufzufassen ist) infolge ihrer stärkeren Oberflächenspannung notwendigerweise verstreichen muß. Indessen wird diese Ansicht schon einfach durch den Nachweis offener Poren an sich entwickelnden Vakuolen, wie er z. B. für *Frontonia* leicht zu führen ist, widerlegt. Überhaupt nimmt die Bütschlische Hypothese gar keine Rücksicht auf die Einlagerung des Vakuoleninhalts ins Sark, dem doch eine beträchtliche Konsistenz (vor allem der Wand) zukommt. Wäre Oberflächenspannung am Vakuoleninhalt für die Entleerung maßgebend, dann müßte das den Porus umgebende Sark breit ausweichen; daß das nicht geschieht, erweist eben ohne weiteres die Selbständig-

keit des Organs, die vergleichbar ist jener, welche wir an Schlundbildungen, an der Kloake von Nyctotherus etc. feststellen.

Rhumbler (1898) vergleicht die Entleerung dem Export von festen Körpern, der sich aus Verminderung der Körperadhäsion zum Sark erklären soll. Indessen wird dadurch nicht die plötzliche Entleerung erklärt, ferner müßte sich die Adhäsionsverminderung — vor allem bei Amöben — doch auch am Sark, in Zurückweichung desselben vom Vakuoleninhalt, bemerkbar machen, während gerade das Vordrängen des Sarks in den Vakuolenraum auffällt. (Siehe hierzu auch das Folgende.)

Bei Pfeffer gilt die Osmose als Entleerungsursache. Nimmt man an, daß der osmotische Druck von in der Vakuolenflüssigkeit gelösten Stoffen (von denen gar nichts bekannt ist) sich plötzlich stark vermindert und zugleich die Wandung ihre für die Diastole vorauszusetzende Semipermeabilität für Wasser verliert, so muß jetzt das Vakuolenwasser durch die Wand austreten und die Vakuole zusammenschrumpfen. Dieser Vorgang könnte sich sehr schnell vollziehen, ist aber, soweit der Vakuoleninhalt in Betracht kommt, schwer anzunehmen, da gelöste Stoffe in der Vakuole bis jetzt in keiner Weise festgestellt wurden und auch deren Kondensation — wie Veränderung im osmotischen Drucke sie voraussetzen würde — sehr unwahrscheinlich erscheint. Für das veränderte Verhalten der Haut kann jedenfalls die eventuell vorhandene Kohlensäure in der Vakuole nicht in Betracht kommen (wie Pfeffer meint). Denn nach Pfeffers eigener Angabe pulsieren auch isolierte Vakuolen zunächst noch weiter, obgleich von ihnen endosmotisch doch nur sauerstoffhaltiges Wasser aufgenommen werden könnte. Überhaupt kann eine Übersättigung mit CO_2 gar nicht eintreten, da osmotisch wirkende Stoffe nicht in der Vakuole vorhanden sein dürften; viel wahrscheinlicher ist es, daß das aus den zuführenden Kanälen zuströmende Wasser bis zur vollendeten Diastole seinen Kohlensäuregehalt nicht oder nur sehr wenig ändert.

Wrzesniowski führt, im Anschluß an Hofmeister, die Vakuolenentleerung auf Druck von seiten des umgebenden Sarks zurück. Folgende Vorgangsreihe nimmt er an. Zunächst imbibiert sich das Sark in der Vakuolengegend mit Wasser, dann folgt Entquellung unter Abstoßung des Wassers in den Vakuolenraum, dann neuerliche Imbibition (Quellung), die den Druck auf die Vakuole und ihre Entleerung bedingt. Diese Erklärung läßt aber die rasche Kontraktion der Vakuole unverständlich und ist natürlich auf isolierte Vakuolen gar nicht anwendbar.

Wie die Ursache der Vakuolenkontraktion bislang unbekannt blieb, so auch die Ursache der bestimmten Lokalisation der Vakuolen im Sark. Das gilt wenigstens für alle jene Fälle, in denen die Vakuolen einem gerüstlosen Sark eingelagert sind, also vor allem für die Amöbozoen, bei denen in vielen Fällen die pulsierenden Vakuolen immer vor dem Hinterende auftreten. Mit der Annahme günstiger lokaler Bedingungen für die Vakuolenbildung (Pfeffer) ist hier natürlich nicht geholfen, da zunächst das Verharren der günstigen Bedingungen an einem bestimmten Ort der Erklärung bedarf. In einem gerüstführenden Sark ist allerdings eher Gewähr für dieses Verharren gegeben. Wir haben ferner aber auch zu fragen, wie geartet denn diese Bedingungen sein sollen? Handelt es sich um ins Plasma eingelagerte osmotische Stoffe, welche, wie Pfeffer im Anschluß an experimentelle Vakuolenerzeugung durch Asparaginkristalle annimmt, zur Vakuolenbildung Anlaß geben, oder um Eigenschaften des Wandungsmaterials, das in irgend einer Weise die lokalisierte Ansammlung des Wassers bedingt? Soweit bis jetzt geurteilt werden kann, kommt wohl nur die zweite Annahme in Betracht. Denn es fehlt eben jeder Nachweis von osmotisch wirksamen Stoffen in den Vakuolen, deren Anwesenheit auch angesichts der vollständigen Entleerung der Vakuolen und eventuell auch ihrer zuführenden Kanäle bei den entsprechenden Systolen unverständlich bleibt. Wie kann, was Rhumbler für möglich hält, die Kohlensäure osmotisch zur lokalen Bildung der Vakuole Anlaß geben, wenn sie doch erst mit dem Wasser aus dem ganzen Körper zugeführt wird (falls letzteres überhaupt der Fall ist)? Es bleibt nur die Annahme, daß die Vakuolenbildung durch das Hyaloplasma oder durch bestimmte Bestandteile desselben vermittelt wird. Wie das möglich ist, haben wir im theoretischen Abschnitt näher zu diskutieren (§ 20).

2. Zyklose.

Plasmaströmungen sind bei Infusorien weit verbreitet. Sie fehlen ganz bei *Opalina* und, wie es scheint, bei den Hypotrichen. Eine einfach wogende Bewegung im Entosark kommt z. B. vor bei *Stentor, Bursaria, Trachelius, Condylostoma* und *Glaucoma.* Sie erscheint an Kontraktionen der Gerüstbalken geknüpft, welche den oder die inneren safterfüllten Hohlräume des Körpers durchziehen und an die Sarkstränge in der Zellvakuole der Pflanzenzellen erinnern; indessen dürfte sich wohl auch das Hyaloplasma beteiligen, da die Verschiebungen der Nahrungsvakuolen, die auf

den ersten Blick hin allein durch Bewegungen der Gerüstbalken bedingt erscheinen, sich bei genauerer Prüfung meist doch nicht auf diese Weise erklären lassen. Man beobachtet nämlich außer langsamer Fortbewegung der Vakuolen in gerader Richtung auch Rotationen derselben von engem Radius, wirbelartige Plasmawälzungen, die nicht auf Gerüstbewegung beruhen können, wie ja von Bütschli und Rhumbler mit Recht betont worden ist. Für solche Ortsveränderungen kommt allein das Hyaloplasma in Betracht, in dem Bewegungserscheinungen (siehe oben in § 13) nachweisbar sind und das ferner als Bildner der Vakuolenwände dazu besonders geeignet erscheint. Die Wände (Vakuolenhäute) sind, ebenso wie bei den kontraktilen Vakuolen, nichts anders als Verdichtungen des im übrigen mehr oder weniger leichtflüssigen Hyaloms.

Langsame ausgedehnte Strömungen finden sich, nach der Bütschlischen Zusammenstellung, z. B. bei *Frontonia, Colpidium, Urocentrum* und *Pleuronema*, können hier aber gelegentlich auch bedeutendere Geschwindigkeit erreichen. Relativ schnelle Strömung zeigen *Colpoda, Didinium, Entodinium, Balantidium, Vorticellinen, Nassula, Paramaecium.* Die typischen Bilder einer regelmäßigen Zyklose kommen vor allem bei *Paramaecium* und den *Vorticellinen* vor. Die Strömung verläuft bei *Paramaecium* (nach Wallengrens Beschreibung) vom links gelegenen Schlund aus nach hinten, dann auf der rechten Seite nach vorn und links wieder zurück; am Schlund spaltet sich dieser Rückstrom in einen ventralen und dorsalen Arm, die hinter dem Schlund wieder zusammenfließen und nun zum After hin verlaufen, wo die Vakuolen, falls sie nicht weiter zirkulieren, nach außen entleert werden. Der Vorwärts- und Rückwärtsstrom laufen im übrigen dicht nebeneinander hin und es kommt vor, daß die mit Eigenbewegung begabten Körnchen oder auch Nahrungsvakuolen aus einem Strome in den andern übertreten. Die Strömung ist eine gleichmäßige und verhältnismäßig langsame; sie ist am besten aus der Verlagerung der Nahrungsvakuolen zu entnehmen. Die Körner des Entosarks werden zwar auch mitgerissen, zeigen aber auf Grund der Eigenbewegung, die nach beliebiger Richtung und mit beliebigen Unterbrechungen ausgeführt wird, einige Selbständigkeit, wobei natürlich von den Exkretkörnern abzusehen ist.

Bei *Carchesium* (und andern Vorticellinen) verläuft die Zyklose in ähnlicher Weise vom Schlund aus nach rückwärts und darauf wieder nach vorn. Es tritt aber am Hinterende eine Stockung in der Verschiebung der Nahrungsvakuolen ein, während welcher

sich hier vorbereitende Vorgänge der Verdauung (Aggregation nach Greenwood) vollziehen. Übrigens sei gleich bemerkt, daß diese zur Verdauung in Beziehung stehende Stockung auch bei *Paramaecium* nachweisbar, wenn auch minder auffällig ist. Auch für die Zyklose anderer Formen gilt im allgemeinen das mitgeteilte Schema; die Unterschiede kommen für unsere Untersuchungen nicht in Betracht.

Es wurde bereits angegeben, daß die Nahrungsvakuolen, gleich den pulsierenden Vakuolen, eine Haut besitzen, die nicht als Gerüstbildung, sondern als Verdichtung des Hyaloms aufzufassen ist. Bei *Paramaecium caudatum* gestalten sich nun die Vorgänge der Vakuolenbildung und -Bewegung folgendermaßen. Ich stütze mich bei der Schilderung außer auf eigene Befunde vor allem auf Befunde Herrn Dr. Nirensteins, die in nächster Zeit zur Publikation kommen und vor allem die Verdauungsvorgänge behandeln. Auch gewisse Vorgänge bei den Vorticellinen kommen nebenbei zur Sprache. Die Darstellung wird hier gegeben, weil genaue Kenntnis der Vakuolenbewegung für das Verständnis der Plasmaströmungen von großer Wichtigkeit ist.

Gewöhnlich wird die Bildung und Ablösung der Nahrungsvakuolen vom Schlunde, entsprechend der Bütschlischen Darstellung, derart geschildert, als ob die Vakuole am Munde durch Einstrudelung von Wasser und Nahrungsstoffen (Bakterien) ins Entosark entstünde. Dem widerspricht aber schon die Tatsache, daß trotz fortdauernder Bewegung der undulierenden Membran durchaus nicht immer Vakuolen gebildet werden und deren Wachstum kein gleichmäßiges ist, auch vor Ablösung der Vakuole zum Stillstand kommt. Während z. B. bei hungernden Colpidien fortdauernd Vakuolen, die dann einfach Wasser enthalten, entstehen (Wallengren) und bei *Stentor* die Vakuole gleichmäßig anwächst, unterbleibt bei hungernden oder anderweitig irritierten Exemplaren von *Paramaecium* die Vakuolenbildung. Für *Carchesium polypinum* gibt Greenwood an, daß nur verdauungsfähige Körper die Entstehung einer Vakuole auslösen. Die Aufnahme des Wassers und der Nahrung ins Entosark kann daher nur durch Vorgänge im Entosark erklärt werden; die Strudelung veranlaßt bloß Zufuhr von Nahrungsstoffen, hat aber mit der Vakuolenbildung selbst nichts zu tun.

Die entstehende Vakuole erscheint zunächst als tropfenförmiger Anhang am Schlund. Nach Ablösung der früheren Vakuole ist die Mundöffnung, die schief geneigt, von rechts vorn gegen links hinten, das Schlundende bildet, von einem zarten Häutchen geschlossen, das

als Verdichtungsprodukt des angrenzenden flüssigen Hyaloms aufgefaßt werden muß. Fast momentan tieft sich dies Häutchen gegen das Entosark hin aus, so daß die tropfenförmige Vakuole gegeben ist, die sich im ganzen nur noch wenig vergrößert; auch an der Vakuole ist das begrenzende Häutchen unterscheidbar. Auf die an das Häutchen sich anlagernden, aus dem Entosark herbeiströmenden Körnchen, die später in die Vakuole eindringen und die Verdauung vermitteln, kann hier nicht eingegangen werden und sei diesbezüglich auf die erwähnte Arbeit Nirensteins verwiesen. In die Vakuole werden Bakterien durch die undulierende Membran des Schlundes eingestrudelt; die Wasseraufnahme ist davon unabhängig und erscheint allein als Arbeitsleistung des Entosarks (Hyaloms).

Die Ablösung wird durch Formänderung der Vakuole eingeleitet. Sie spitzt sich am hinteren Ende, gegen links hin, leicht zipfelförmig zu. Nun schließt sich die erst runde Mundöffnung, indem sie sich dorsoventral verengt und derart zum Spalt wird. Die Vakuole rutscht gewissermaßen an diesem Spalt nach rückwärts zu ab, wobei sich einerseits die Mundöffnung, soweit nun die Vakuole nicht mehr an ihr haftet, also in ihrem vorderen Bereich, durch ein neues Hyalomhäutchen — Anlage der neuen Vakuole —, andrerseits die Vakuolenöffnung im hinteren Bereich, vielleicht teilweise unter nahtartiger Verschmelzung der Öffnungsränder, schließt. Eine Verbindung der Vakuole mit dem Schlund bleibt bis zur völligen Ablösung, die am hintern Mundrand (vorderem Vakuolenende) erfolgt, bestehen, da bis zuletzt noch Bakterien in die Vakuole hineingestrudelt werden können. Bei der Ablösung zieht sich auch das Vorderende der Vakuole spitz aus, so daß nun die Vakuole einer Spindel gleicht, deren mittlere Dicke übrigens beträchtlichen Schwankungen unterworfen ist.

In dieser Form sinkt nach erfolgter Ablösung die freie Vakuole mit ziemlicher Geschwindigkeit, die in keiner Weise durch die Ablösungsvorgänge bedingt ist, und unter Nachziehung eines Schweifs von flüssigem körnchenhaltigen Sark, wie als fiele sie (Bütschli), ins langsam strömende Sark hinein und beginnt sich zugleich zu drehen, derart, daß sich ihr bei der Bewegung vorausgehendes Hinterende von links gegen rechts (im Sinne des Uhrzeigers) bewegt, bis schließlich ihr nachfolgendes Vorderende nach hinten zu gewendet ist. In dieser Haltung wird das Hinterende des Tiers erreicht. Die Vakuole verschiebt sich unter Verlangsamung der Bewegung und fortgesetzter Rotation noch weiter nach rechts hin, darauf gegen vorn zu, einen leichten Bogen beschreibend (Wirbelbogen), wieder ein wenig nach links hin und erreicht nun eine vorübergehende

Ruhelage, aus der sie erst später in die eigentliche Zyklose eintritt. In dieser Ruhelage nimmt sie allmählich reine Kugelform an; die Zuspitzung am ursprünglichen Vorderende verstreicht zuletzt. Bei Vakuolen mit ziemlich spitzen Spindelenden dauert es relativ lange, bevor sie völlig abgekugelt sind.

Auffallende Spindelform zeigen die Nahrungsvakuolen der Vorticellinen nach der Ablösung vom Schlund. Als Ursache dafür zieht Bütschli die bei einzelnen Formen (z. B. *Epistylis umbellaria*) nachgewiesene Existenz eines langen sogenannten Schlundrohrs in Betracht, durch das hindurch die Vakuole unter Vermittlung von Schlundkontraktionen gepreßt werden soll. Erst nach Passierung dieses Rohres wird allmählich die Kugelform angenommen. — Wie wir bei *Paramaecium* sehen, ist die Spindelform von der Existenz eines Schlundrohrs gänzlich unabhängig. Sie ist gleichfalls, was auch für die Ablösung vom Schlunde selbst gilt, von Kontraktionszuständen des Schlundes (die bei *Paramaecium* ganz fehlen) unabhängig. Ebenso unabhängig ist sie schließlich wohl auch — und das gilt auch für die anfänglich auffallend schnelle Bewegung der Vakuole — vom umgebenden Sark. In diesem sind keinerlei Vorkehrungen für eine Einflußnahme auf Form und Bewegung der Vakuolen nachweisbar; wir finden nur das langsam strömende körnchenreiche Hyaloplasma, in dem Gerüstbildungen, die einen Druck und Zug ausüben könnten, völlig mangeln, das vielmehr durch die schnelle Bewegung der Vakuole passiv mitgerissen wird, so daß, wie bemerkt, die Vakuole einen Schwanz lebhaft strömender Körnchen nach sich zieht. Am besten läßt sich der Bewegungsvorgang nach der Ablösung als eine Ansaugung der Vakuole ins Entosark hinein bezeichnen.

Nach Nirensteins Befunden dürfte sich an der Ablösung der Vakuole vielleicht auch das unmittelbar die Mundöffnung wie ein Wall (der reichlich Körnchen enthält) umgebende Entosark beteiligen, indem es einen seitlichen Druck ausübt, also sich nach Art eines Ringmuskels kontrahiert. Insofern das im Wall unmittelbar an die Vakuolenhaut angrenzende Hyalom selbst festere Beschaffenheit angenommen, sich derart der Vakuolenhaut angeähnlicht hat, ja gewissermaßen als Verdickung derselben gelten darf, erscheint allerdings eine solche Kontraktionswirkung möglich; jedenfalls ist aber in erster Linie die Vakuolenhaut, durch eigene Kontraktionen, Ursache der Ablösung. Die Vakuolenhaut erscheint auch als alleinige Ursache der raschen progressiven Bewegung zum Hinterende des Tieres, die von der Zyklose ganz unabhängig ist. Und zwar dürfte es das spitz sich ausziehende Hinterende der Vakuole sein, das eine

Strömung im Hyalom auslöst, die nach rückwärts zu verläuft und die Vakuole nebst deren Gefolgschaft (Körnchen) mit sich reißt. Auch die Bildung der Vakuole selbst kann nur als Wirkung des in der Haut sich sammelnden Materials aufgefaßt werden (siehe weiteres in § 20).

Die Ablösung der Vakuole und ihre ersten Bewegungen zeigen in manchen Fällen Besonderheiten, auf die ich hier nicht näher einzugehen brauche.

B. Gregarinen.

§ 15. *Monocystis agilis.*

Ich bespreche hier nur die eigenartige Lokomotion von *Monocystis agilis* aus dem Regenwurmhoden, ohne auf andere Lokomotionsweisen andrer Gregarinen einzugehen. Eine genaue Schilderung des hier behandelten Themas ist bis jetzt nicht gegeben worden. Nach Stein, Lieberkühn, Schmidt und Bütschli handelt es sich bei *Monocystis agilis* in erster Linie um Strömungserscheinungen des Entosarks, die durch Kontraktionen des Ektosarks bedingt werden. Man beobachtet ein Hin- und Herströmen des Entosarks im Sinne der Längsachse des Tieres, das mit Form- und Ortsveränderungen verknüpft ist, also ein Verhalten, wie es für andre Gregarinen nur ausnahmsweis, z. B. für *Clepsidrina blattarum*, gilt, da hier die Lokomotion gewöhnlich ohne jede Formänderung und ohne deutliche innere Strömung sich vollzieht. Vielmehr erinnert *M. agilis*, wie besonders Bütschli betont, in seiner Lokomotion in mancher Hinsicht auffallend an die Hyalodromen (Amöben), von denen es sich jedoch durch echte Kontraktionserscheinungen unterscheidet. Neuere Forscher, z. B. Lühe (1904), betonen vor allem die Ähnlichkeit der Bewegung mit der Darmperistaltik, legen also das Hauptgewicht auf die Kontraktionen der von van Beneden entdeckten zirkulären Fibrillenschicht.

Bevor ich die Lokomotion näher analysiere, muß ich die Anwesenheit starrer Borsten auf der Pellicula der von mir in Samenblasen von *Allolobophora foetida* beobachteten Monocystisform erwähnen. Bereits Stein gibt die Anwesenheit solcher Borsten auf der ganzen Oberfläche bei *M. agilis* aus den Samenblasen von *Lumbricus communis* an; bei Exemplaren aus Blasen von *L. agricola* beobachtete er „griffelartige Fortsätze“ nur an einem Körperende. Es ist nun interessant, daß an Schnitten von Samenblasen der *A. foetida* die hier getroffenen Monocystisexemplare* auch nur an einem Ende

[1]) Das Material verdanke ich Herrn Dr. H. Joseph.

einen dichten Borstenbesatz aufweisen, während der sehr voluminöse Körper im allgemeinen Borsten nur spärlich trägt. Ich hielt diesen Unterschied erst bedingt durch unvollkommene Konservierung, vermag aber, angesichts der STEINschen Angabe, diese Ansicht kaum aufrecht zu erhalten. Es dürfte sich vielleicht um eine zweite Art handeln, die mit der *Gregarina lumbrici* HENLES, bei der auch an einem, bemerkenswerterweise aber am dickeren Körperabschnitte, Borsten vorkommen sollen, zusammenfallen würde. Auch für die STEINschen Exemplare, für die gleich endständige Anordnung der Borsten gilt, dürfte dasselbe gelten. Auch SCHMIDT unterschied zwei Monocystisarten nach der Verteilung der Borsten, nämlich die *M. agilis* mit allgemeinem Borstenbesatz und die *M. cristata* mit Borsten an einem Ende. Für die erstere Form hat RUSCHHAUPT, der irrtümlicherweise die Borsten für anhaftende Spermatozoiden hielt, den Namen *M. porrecta* aufgestellt und CUÉNOT gab ihr den Namen *M. pilosa*. Selbstverständlich ist der STEINsche Name *M. agilis* für die in toto borstige Form beizubehalten. Die nur an einem Körperende borstentragende Form, die schon HENLE sah, ist als *M. lumbrici* zu unterscheiden. Ich erwähne hier noch, daß die von CUÉNOT gegebene Darstellung der Borsten beider Formen sich von meinen Befunden stark unterscheidet, so daß immerhin die Existenz noch weiterer Arten möglich erscheint.

Monocystis agilis wurde ausschließlich intra vitam untersucht. Im länglichen Körper bemerkt man ein Strömen des Entosarks entsprechend der Längsachse, abwechselnd in der einen und anderen Richtung. Zu Abschluß jeder Strömungsphase ist immer das jeweilig in der Strömungsrichtung hinten gelegene Körperende von heller Beschaffenheit; es besteht nur aus klarem flüssigen Hyaloplasma (wie wir die helle Grundsubstanz des Körpers wohl ohne weiteres nennen dürfen), das dem Entosark entstammen dürfte und in welches hinein sich die Körnelung zapfenartig fortsetzt. (Fig. 19*g*, die die Struktur darstellt, entspricht nicht diesem Zustand, sondern dem in Fig. 19*f* dargestellten.) Die Strömung ist nun eine verschiedenartige, je nachdem sie in der Lokomotionsrichtung des Tieres erfolgt oder in entgegengesetzter Richtung. In Fig. 19 *a—f* geben die zwischen den Tieren eingezeichneten Pfeile die Lokomotionsrichtung an, die in den Tieren eingezeichneten dagegen die Strömungsrichtung des Entosarks. Figuren *a* und *d* stellen Ruhezustände zwischen den Strömungsphasen vor. Der Unterschied beider Strömungsphasen ist folgender:

Die Strömung des Entosarks entgegengesetzt zur Lokomotionsrichtung (Fig. *d—f*) ist durch Kontraktion des Ektosarks (Myo-

fibrillen) bedingt. Der Körper zeigt eine von vorn nach hinten fortschreitende Kontraktionswelle, in deren Bereich das sonst gar nicht deutlich unterscheidbare Ektosark als dünner Ringwulst nachweisbar ist. Es liegt also eine Peristaltik des Ektosarks vor, durch welche das leicht bewegliche Entosark seiner Hauptmasse nach von vorn nach hinten verschoben wird. Eine Lokomotion wird durch diese Kontraktionswelle nicht bewirkt; das Tier verharrt ruhig am Orte, höchstens schwankt es ein wenig gegen rückwärts hin. Ganz anders liegen die Verhältnisse bei der Strömung des Entosarks nach vorn zu, in der Lokomotionsrichtung. An dieser Strömung (Fig. *a*—*c*) beteiligt sich das Ektosark in keiner Weise; es gibt hierbei keine peristaltische Welle. Vielmehr strömt das Entosark breit nach vorn zu, wie als würde es in dieser Richtung durch ein unsichtbares Agens geworfen, und diese Strömung bewirkt ein Vorwärtsrücken des ganzen Tieres um einen geringen Bruchteil der Körperlänge. Indem sich beide Strömungsweisen rasch vollziehen und rasch aufeinander folgen, vermag immerhin das Tier in kurzer Frist eine nicht unansehnliche Strecke zurückzulegen.

Hindert irgend ein Gegenstand den Vormarsch, so wendet sich der Vorstrom seitlich und das Tier umgeht das Hindernis. Oder aber die Strömungsphasen wechseln und nach einer kurzen Zwischenzeit, in der beide Strömungsarten nicht deutlich unterschieden werden können, verläuft nun die Peristaltik in entgegengesetzter Richtung, also nach dem ursprünglichen Vorderende hin, das so zum Hinterende wird, während der Lokomotionsstrom gegen das frühere Hinterende hin erfolgt, dies somit zum Vorderende stempelnd. Das Tier erscheint also nicht polar differenziert, wie es wohl für die Amöben gelten dürfte, wenigstens nicht in Hinsicht auf die Lokomotion. In Hinsicht auf die Defäkation dürfte allerdings eine polare Differenzierung gegeben sein. Denn ich fand an einem Ende eines Tieres Anhänge, die wohl nur als Fäzes gelten konnten, und die bald vorn, bald hinten lagen, je nach der Richtung der Lokomotion. — Auf Unregelmäßigkeiten in der Strömung gehe ich hier nicht ein, da sie mir unwichtig erscheinen. Bemerkt sei nur noch, daß der als helle Stelle sichtbare Kern im Entosark seine Lage wechselt und in keinem Falle dem Hinter- oder Vorderende zugeordnet erschien.

Der Lokomotionsstrom ist durchaus vergleichbar der Sarkströmung bei den Amöben und wohl auch nur aus der gleichen Ursache heraus zu erklären. Auf diese Ursache wird im folgenden Abschnitt eingegangen werden. Wie sich die hier beschriebene Lokomotion zu der von Schewiakoff erklärten (?) ruhig gleitenden

Lokomotion der echten Gregarinen verhält, vermochte ich leider nicht zu prüfen; es scheint mir aber durchaus nicht ausgeschlossen, daß auch bei der letzteren Entosarkströmungen eine Rolle spielen, da die SCHEWIAKOFFsche Erklärung nicht allen ihren Eigenheiten gerecht und neuerdings (CRAWLEY) ja auch stark angegriffen wird.

C. Metaphyten.

Die Bewegungen des Pflanzenplasmas spielen sich innerhalb fester Hüllen, im Weichkörper ab, repräsentieren also ausschließlich Strömungen innerhalb von Zellen, nicht Formveränderungen dieser. Eine Ausnahme machen nur die nackten Myxomyceten, die zur Lokomotion befähigt sind und leider hier nicht berücksichtigt werden können; auch die Bewegung der Diatomeen, Schwärmsporen etc. kommt hier nicht zur Sprache. Von inneren Strömungen sind zwei Arten bekannt. Man unterscheidet die Zirkulation von der Rotation. Für die letztere ist Vorbedingung der Mangel innerer Sarkstränge, welche die Zellsafthöhle durchsetzen. Während bei der Zirkulation die Strömungen in mannigfaltiger Richtung längs des lebenden Wandbelags der Zelle (Primordialschlauch MOHL) verlaufen und von diesem aus auf die Sarkstränge, in die der Kern eingebettet ist, übertreten, um wieder zur Wand zurückzukehren, vollzieht sich die Rotation in ganz bestimmten Bahnen im allein vorhandenen Wandbelag, der somit gleichsam, wenigstens in seiner inneren, an den Zellsaft grenzenden Schicht (Körnerschicht, PRINGSHEIM) in gleichmäßig rotierender Bewegung befindlich erscheint. Indessen existiert kein prinzipieller Unterschied beider Strömungen zueinander und es finden sich, bei vermittelnder Anordnung des Sarks, Übergänge zwischen beiden, auch kann durch Reiz die Zirkulation in Rotation übergeführt werden (HAUPTFLEISCH).

Ich untersuchte ausschließlich die Zirkulation, und zwar an dem so überaus günstigen Objekt: Blütenhaare des Kürbis. Über die Zirkulation und die Struktur der Zellen, an denen sie sich abspielt, liegt eine große Literatur vor, aus der ich nur die Arbeiten von M. SCHULTZE, HOFMEISTER, BRÜCKE, BÜTSCHLI, CRATO und M. HEIDENHAIN hervorhebe. Das Pflanzenzellsark gilt, wie das der Protozoen, im allgemeinen als Paradigma wabiger Struktur. Hier bekehrte sich sogar M. HEIDENHAIN, ein ausgesprochener Anhänger der Fadenlehre, zur Wabentheorie, wenn er sie auch mit der Fadenlehre, in allerdings sehr wenig glücklicher Weise, zu vereinigen suchte. Ich war deshalb sehr gespannt, welche Erfahrungen ich beim Kürbis machen würde. Um es kurz zu sagen,

ich fand, daß es kaum ein besseres Beispiel gibt als das Pflanzensark. um sich von einer intra vitam präexistierenden Fadenstruktur zu überzeugen. Es ist mir rein unerfindlich, wie jemand, der die Blütenhaare des Kürbis untersucht, Anhänger der Wabenlehre sein kann. Meinem Befunde wurde auch von den Herren unseres Institutes, denen ich sie demonstrierte, zugestimmt. Die schöne Figur 20 zeichnete unser ausgezeichneter Zeichner, Herr Kasper, direkt nach dem lebenden Objekt, an dem er dasselbe sah wie ich.

§ 16. *Cucurbita pepo.*

Die Substanz der Sarkstränge erfährt eine fortwährende Verschiebung. Dementsprechend zeigt das Zellinnere unausgesetzt ein neues Bild; die Stränge verdicken sich und diese klumpigen Anschwellungen wandern und sammeln sich lokal zu größeren Sarkanhäufungen, denen auch oft der Kern zugeführt wird; dann lösen sie sich wieder in Stränge verschiedener Dicke auf, die sich aneinander verschieben, Querverbindungen eingehen oder auch ganz eingezogen werden. Während an den dünneren Strängen wabige Struktur selten deutlich hervortreten soll, findet man sie dagegen an den tropfig-klumpigen Anschwellungen, denen z. B. Heidenhain eine deutliche Alveolarschicht und radiale Wabenanordnung zuschreibt. Die oft scharf hervortretende Fibrillierung der Stränge wird von Bütschli auf reihige Anordnung der Waben zurückgeführt. Doch gibt Crato an, daß sich Waben röhrig und diese Röhren wiederum fädig auszuziehen vermögen und auch Heidenhain beobachtete direkt festfädige Einlagerungen verschiedener Länge, die sich mit den Körnchen verschieben und bereits von Brücke, M. Schultze u. a. gesehen wurden.

Zur Entscheidung der Strukturfrage schien es mir am besten, von den zartesten Sarksträngen auszugehen, die, je nach der Tubuseinstellung, als helle oder dunkle Linien, eingerahmt von dunklen oder hellen Säumen, erscheinen. Es handelt sich um feinste Fäden, die, wie an den Filopodiennetzen, eine bestimmte minimale Dicke nicht unterschreiten. Sie entsprechen den auch von Crato und Heidenhain erwähnten fädigen Elementen, die direkt als Elementarfäden zu deuten sind. Sie spannen sich zwischen den dickeren Strängen hier und da aus, rutschen an diesen entlang, verfließen mit andern Fäden oder Strängen, ragen nicht selten auch frei in den Zellsaft vor und lassen dann Bewegungen, wie Schlängeln, Krümmen usw. erkennen. Indem sie sich ringartig zusammenbiegen, vermögen sie Anschnitte von Waben vorzutäuschen; wenn nun, was gelegentlich eintritt,

mehrere, bzw. viele solcher Ringe oder auch nur leicht gekrümmte Fäden gegen einen Punkt der Zellwand hin zusammenfließen, entstehen Maschensysteme (siehe unten in Fig. 20), wie sie CRATO als Systeme von Alveolen dargestellt hat, die aber bei genauer Betrachtung, besonders bei Beobachtung ihrer Entstehung, ihre fädige Struktur sicher feststellen lassen.

Die dickeren Stränge erweisen sich, besonders an abgeflachten Stellen, deutlich längsstreifig und sind deshalb als Fadensummen aufzufassen. Nirgends finden sich Querverbindungen der Streifen, was ich besonders gegen M. HEIDENHAIN betone, der sie deutlich erkannt haben will. Sie können durch ruhende, an den Streifen haftende Körnchen vorgetäuscht werden — das gleiche gilt auch betreffs des deutlich längsstreifig struierten Wandbelags der Zellen —, doch fällt es leicht, sich von dem Irrtum zu überzeugen, sobald die Bewegung der Körnchen aufs neue beginnt. Ein Strang wechselt andauernd seine Form, indem sich Fäden an ihn anlegen oder von ihm abheben, sich krümmen, frei in die Zellhöhle vorschieben und an ihm abrutschen. Es bilden sich Gablungsstellen, an denen man zwischen den Fäden dünne schwimmhautartige Flüssigkeitslamellen (rechts in Fig. 20), ganz entsprechend den von den Filopodien beschriebenen, sieht. Somit gibt es auch in den Pflanzenzellen einen Flüssigkeitsmantel an den Fäden, der hier gleichfalls als Peri- oder Interfilarsubstanz bezeichnet werden soll und seiner Beschaffenheit nach Hyaloplasma vorstellt. In ihm verschieben sich die Körnchen.

Die Stränge sind oft varikös geschwellt und man beobachtet Wanderung dieser Varikositäten. Eingehendes Studium, besonders der Entstehung solcher Anschwellungen, zeigt, daß sie aus gekrümmten Fäden und aus Körnern bestehen; ihre oft tropfige Form ergibt sich aus der Anwesenheit der Perifilarsubstanz. Innerhalb solch wandernder Varikositäten erfolgt die Verlagerung des Gerüsts, an der auch der Wandbelag partizipiert; es kann sich aus Sarktropfen durch Streckung der Fäden ein dünner Strang entwickeln, dem sekundär immer reichlicher Material zuströmt, der demnach sich beträchtlich zu verdicken vermag. Diese Gerüstwanderung, die eigentliche Sarkbewegung, erfolgt im allgemeinen langsam. Dauert sie in einer bestimmten Richtung an, so kommt es zu einseitigen Stauungen des Sarks, die sich nach einiger Zeit wieder aufzulösen vermögen. Solchen Massenverschiebungen folgt auch der Kern, dessen Position also auch dem Wechsel unterworfen ist.

Viel lebhafter als die Sarkbewegung erfolgt die Körnchenströmung, betreffs deren auf die Schilderung der Retikulatenfilopodien

(Abschnitt 1, § 3) verwiesen werden kann. Neben den winzigen kuglig oder ellipsoid geformten Körnchen, deren Größe geringen Schwankungen unterworfen ist, kommen auch Körnersummen vor, die wie kleine geschwellte Stäbchen oder Fädchen (sog. Leptothrixfäden HEIDENHAINS) erscheinen, gleichfalls rasch an den Fäden und Strängen entlanggleiten und sich dabei zu krümmen und zu schlängeln vermögen. Nicht immer dürfte es sich bei den Fädchen nur um Summen verklebter Körnchen handeln; vielmehr läßt sich aus der glatten Beschaffenheit mancher Fädchen, die nur an den Enden leicht kolbig verdickt sind, schließen, daß sie durch Wachstum aus Einzelkörnchen entstanden sind. Ob solche Fädchen jugendliche Elementarfäden oder eine Bildung besonderer Art darstellen, ließ sich nicht entscheiden. HEIDENHAIN leitet die Fäden von der plasmatischen Substanz ab, aus deren Schaumlamellen sie durch Verdichtung (Fibrillierung) und durch Zerfall der so gebildeten Fibrillen entstehen sollen. Von derartigen Vorgängen vermochte ich nichts wahrzunehmen. Auch die von CRATO angegebene amöboide Formveränderung der Körnchen (bei ihm Physoden genannt) vermochte ich nicht zu bestätigen, will sie aber durchaus nicht in Abrede stellen. Gleich den Körnchen, nur langsamer, verschieben sich auch die Chromatophoren an den Sarksträngen; an ihnen kommen leichte Formveränderungen, die aber zur Fortbewegung nicht in Beziehung stehen, gelegentlich zur Beobachtung (von CRATO speziell für die Chromatophoren der Braunalgen angegeben).

Von BRÜCKE wurde scharf zwischen der „langsamen, ziehenden oder kriechenden“ Bewegung des Sarks und der „schnelleren fließenden“ Bewegung der Körnchen unterschieden. Unter den späteren Forschern ist besonders M. HEIDENHAIN seinem Beispiele gefolgt, während M. SCHULTZE sich gegen die Unterscheidung aussprach, da die „ziehende oder kriechende Bewegung größerer Protoplasmamassen mit sehr verschiedener Schnelligkeit abläuft und bei geringer Größe der Protoplasmamassen mit der Körnchenbewegung an Schnelligkeit übereinstimmt“. Dieser SCHULTZEschen Anschauung ist durchaus beizustimmen. Soweit die Sarkbewegung Strömung ist, d. h. soweit eine Ortsveränderung von Gerüstteilen in Frage kommt, ist sie prinzipiell gleichartig mit der Körnchenbewegung und jedenfalls sind für beide die gleichen Ursachen anzunehmen. Wir sahen, daß innerhalb gleitender Tropfen sowohl Körnchen wie Fäden verlagert werden; aber auch isolierte Fäden können, besonders bei Annahme von Ringform, an den Strängen entlang gleiten. Daß die winzigen Körnchen schneller den Ort wechseln als größere Sark-

massen, erscheint selbstverständlich. Scharf zu unterscheiden vom Sarktransport ist nur die Kontraktionsbewegung des Gerüsts, die in der Biegung, Schlängelung und Knickung von Fäden zum Ausdruck kommt. Sie mag unter Umständen die Lokomotion begünstigen, ist aber als deren Ursache nirgends aufzufassen.

In diesem Sinne spricht sich jedoch Brücke aus, der vom Gerüst überhaupt nur Kontraktionsbewegungen kennt und 1861 sagt: „Man wird sich durch das Fortrücken des Wulstes (eines Wulstes der Vakuolenhaut an Urticabrennhaaren) nicht täuschen lassen, zu glauben, daß das sog. Protoplasma fließe; denn man weiß, daß eine Kontraktionswelle der Länge nach über eine ganze Muskelfaser abläuft und schließlich alle Teile derselben doch wieder am alten Ort sind. Selbst wenn ein singulär gebildeter Teil des Zellenleibes durch das ganze Sehfeld fortrückt, darf man sich dadurch nicht verführen lassen, in den alten Irrtum zurückzufallen. Ich habe solche Teile verfolgt und gefunden, daß sie endlich stehen und dann langsam wieder gegen ihren früheren Ort hin zurückkehren. Die Bewegung war kein Fließen, sie war eine Folge der Kontraktilität.“

Diese Angabe mag für einzelne Fälle gelten, im allgemeinen jedoch ist sie falsch, da ein Gerüsttransport sicher stattfindet, wie ja die Befunde aller späteren Autoren ergeben haben. Für Brücke handelte es sich darum, die Körnchenbewegung zu erklären und er bedurfte dafür einer kontraktilen stabilen Substanz, innerhalb deren, eben durch ihre Kontraktion, die Körnchen verlagert werden sollten. Er verglich in dieser Hinsicht das Enchylem dem Blute, das innerhalb des tierischen Körpers durch Kontraktion umhüllender Organe, mitsamt seinem geformten Inhalt, verlagert wird. Bei R. Heidenhain findet sich der Vergleich der plasmatischen Kontraktionsbewegung mit den peristaltischen Bewegungen der Darmwand. Gegen diese Beurteilung hat sich bereits M. Schultze ausgesprochen, der besonders die oberflächliche Lage der Körnchen an den Plasmasträngen betont. Bei M. Heidenhain findet sich auch in neuester Zeit eine Erklärung der Körnchenbewegung durch Kontraktionsvorgänge an den Schaumlamellen des Sarks, in welchem nach ihm die Körnchen gelegen sind. Da es Schaumlamellen nicht gibt, so entfällt auch der Erklärungsversuch.

4. ABSCHNITT.

Theorie des Hyaloplasmas.

Die ziemlich zahlreichen Befunde meiner Arbeit geben mir Anlaß zur Aufstellung einer Theorie über Struktur und Bewegung

des Plasmas, die im folgenden darzulegen sein wird. Ich entwickle zunächst unter *A* die strukturelle Grundlage meiner Theorie, gebe dann unter *B* eine Kritik der bis jetzt aufgestellten wichtigsten Theorien über Plasmastruktur und -bewegung und erörtere zum Schluß unter *C*, wie ich mir das Zustandekommen von Lokomotion, Strömung und Bewegung, immer natürlich unter voller Berücksichtigung des Tatsachenmaterials, vorstelle. Rein theoretisch ist nur der Schlußparagraph gehalten, in dem ich die vitalistische Seite des Geschehens näher diskutiere.

A. Elementarstruktur.

§ 17. Tagmen und intertagmatische Substanz.

Aus den Abschnitten 1—3 dieser Arbeit geht hervor, daß in Protisten- und Metaphytenzellen (für die Metazoenzellen gilt das gleiche, worüber ein andermal zu berichten sein wird) eine Substanz vorkommt, die ich als Hyaloplasma (Hyalom) bezeichnet habe. Sie erscheint im allgemeinen als Flüssigkeit, kann aber auch, z. B. in den Vakuolenwandungen, festere Beschaffenheit annehmen; bei den Linodromen, Infusorien und Metaphyten (auch bei den Metazoen im allgemeinen) ist sie neben einem geformten Gerüst (Linom) vorhanden, das dagegen bei den Hyalodromen vollständig fehlt. Auf das Linom wird nur in § 20 mit kurzen Worten eingegangen werden, hier haben wir uns allein mit dem Hyaloplasma zu beschäftigen, das, wie eben der Befund an den niedersten Protistenformen lehrt, in sich alle Potenzen auch des Gerüsts einschließt, so daß das letztere nur als eine Differenzierungsstufe im ursprünglich gleichartigen Bewegungsplasma erscheint. Das Hyaloplasma ist das primäre Plasma. Aus ihm hat sich nicht allein das Linom, sondern auch das Chondrom (körnige Substanz des Sarks) herausdifferenziert.[1]) Es gibt Amöbenformen, in denen die Körnelung fast ebenso vollkommen fehlt wie das Gerüst, wobei ich natürlich vom Kern, der sowohl Gerüst wie Körner stets enthält, ganz absehe. Der Kern wird von mir später einmal in Hinsicht auf seine Gerüststruktur und auf seinen körnigen Inhalt besprochen werden. Bei der Dickdarmamöbe aus dem Frosch vermißt man das Sarkchondrom nicht selten fast ganz; die Potenzen, die wir dem Chondrom zuzuschreiben haben, müssen hier also im Hyaloplasma enthalten sein. Daraus folgt die primäre Natur des Hyaloms, die aus dem folgenden

[1]) Die Ausdrücke Hyalom, Linom und Chondrom wurden von mir 1902 in meiner Histologie aufgestellt.

leicht verständlich werden wird. Man kann deshalb das Hyalom auch als eigentliches Ur- oder Protoplasma bezeichnen.

Das Hyaloplasma zeigt fest bestimmte und variable Charaktere. Fest bestimmt ist im allgemeinen seine chemische Beschaffenheit, variabel seine Struktur. Chemisch ist es durch das Vorkommen zweier Substanzarten gekennzeichnet, die zwar bis jetzt weder isoliert dargestellt, noch genauer auf ihre atomistische Zusammensetzung geprüft wurden, die aber aus ihrem Verhalten sich deutlich genug zu erkennen geben und an deren Existenz deshalb nicht zu zweifeln ist. Die eine Substanz steht den Eiweißkörpern nahe, wird sogar vielfach direkt als Eiweißkörper bezeichnet, obgleich, wie gesagt, ihre chemische Überprüfung durchaus unzureichend zu solcher Aussage erscheint. Die zweite Substanz gehört zu den fettartigen Körpern und soll mit OVERTON hier als Lipoidsubstanz bezeichnet werden. Ihrer Anwesenheit verdankt das Hyalom sein charakteristisches Verhalten zum Wasser und anderen Krystalloiden, worauf weiter unten einzugehen ist. Beide Substanzen dürften aufs innigste gemischt im Plasma vorliegen; ihre spezifische Ausbildung, sowie ihr quantitatives Verhalten bestimmt den variablen Charakter des Hyaloms, der in der Struktur zum Ausdruck kommt. Mit der elementaren Struktur des Hyaloms haben wir uns jetzt zu beschäftigen.

Im allgemeinen erscheint das Hyalom von homogener Beschaffenheit; Ausnahmen kommen nur spärlich vor und wurden in Abschnitt 2 für einige Hyalodromen beschrieben (siehe darüber § 11). Wir fanden jedoch, daß auch das homogene Plasma geformte Teilchen enthält, die sich aufs engste den mikroskopisch nachweisbaren Granulationen, sowie ferner den Entosark- und Filopodienkörnern anschließen, bzw. als Ausgangspunkte für deren Ausbildung anzusehen sind. Somit ist durchwegs im Hyalom eine granuläre Substanz von einer intergranulären zu unterscheiden. Da die granuläre Substanz das strukturelle Aussehen des Hyaloms bedingt, so ist sie zweckmäßig als Struktursubstanz zu bezeichnen. Diese Bezeichnung empfiehlt sich auch deshalb, weil unter granulärer Substanz gewöhnlich eben nur eine bestimmte Ausbildungsweise der im Plasma enthaltenen geformten Substanz verstanden wird, weil ferner von den geformten Teilchen das Gerüst abgeleitet werden muß, das in erster Linie eine bestimmte Sarkstruktur bedingt. Für die intergranuläre Substanz wird sich weiter unten eine passende Bezeichnung ergeben.

Die im Hyalom nachweisbare Struktursubstanz ist von zahlreichen Forschern auf Grund des chemischen Befundes angenommen, bis jetzt aber morphologisch nicht nachgewiesen worden. Den ersten

direkten Nachweis erbringen die mitgeteilten Beobachtungen an Difflugien, aus denen hervorgeht, daß die leicht nachweisbaren Granulationen prinzipiell gleichwertig den im homogenen Plasma vorauszusetzenden Struktureinheiten sind. Es handelt sich jedenfalls in allen Fällen um Molekülkomplexe, deren Größe bei den verschiedenen Tierformen variiert, vorwiegend aber eine derartig geringe ist, daß sie sich zur Zeit dem mikroskopischen Nachweis entziehen. Wie man in kolloiden oder in mechanischen Suspensionen die submikroskopischen Teilchen aus ihrem optischen Verhalten (Reflexion des Lichtes = Tyndallphänomen) mit Sicherheit zu erschließen vermag, so werden jedenfalls auch künftige Methoden die intravitale Präexistenz der im homogenen Plasma bei Abtötung hervortretenden Strukturteilchen erweisen. Die Strukturteilchen sind von Nägeli (1887) Micellen, von Pfeffer im gleichen Jahre Tagmen genannt worden. Von anderen Bezeichnungen sehe ich hier ab, da diese nicht das rein Morphologische an den Teilchen, sondern ihre physiologische Bedeutung betreffen. Ich werde hier den Ausdruck Tagmen anwenden, obgleich ihn Pfeffer zugunsten der Bezeichnung Micellen später aufgab. Erstens ist das Wort Tagma = Strukturteilchen in seiner Bedeutung sehr zutreffend gewählt (Tagma bezeichnet den nach Gesetzen geordneten Haufen, in unserem Falle also den nach bestimmten Gesetzen geordneten Molekülhaufen), zweitens ist uns Zoologen der Ausdruck durch die Engelmannschen Inotagmen der quergestreiften Muskelfasern bereits geläufig, drittens verstand Nägeli unter dem Micell einen Kristall, der nach Art aller Kristalle aus einer Mutterlauge sich herausbildet, also gewissermaßen spontan entsteht, während Pfeffer, obgleich er sich im allgemeinen an Nägeli anschließt, doch in seinen Aussagen über das Tagma weniger bestimmt ist und in diesem Mangel einer Präjudikation Gelegenheit für die spätere Anpassung des Wortes an einigermaßen abweichende Begriffe bietet. Mit dem Wort Micell ist der Vergleich des Organismus mit dem Anorganismus notwendigerweise verbunden und es daher für jede Theorie der lebenden Substanz, die diesem Vergleich widerstrebt, unbedingt unbrauchbar; das Wort Tagma hat nur rein morphologischen Wert und gestattet der theoretischen Verwertung beliebigen Spielraum.

Zwischen den Tagmen befindet sich die intertagmatische Substanz, wie wir die oben erwähnte intergranuläre Substanz zweckmäßig nennen können. Entsprechend dem Vergleich des Plasmas mit einem Kolloid repräsentiert sie das Lösungsmittel der kolloidalen oder Struktursubstanz. Selbständig ist sie in keinem Falle

nachweisbar, denn auch in den Fällen einer granulären Plasmastruktur kann doch die Intergranularsubstanz nicht ausschließlich auf das Lösungsmittel bezogen werden, da eine, wenn auch minimale Ausfällung von Tagmen auch intergranular bei Fixierung des Plasmas eintritt oder wenigstens nicht unbedingt in Abrede gestellt werden darf. Wie weit die bei Pikrinsäurekonservierung bei *Amoeba ranarum* nachgewiesene tropfig vorquellende Substanz (§ 11) auf die intertagmale Substanz bezogen werden darf, läßt sich zur Zeit noch nicht angeben. Aus allen bis jetzt gemachten Befunden erhellt nur das eine mit voller Bestimmtheit, daß die intertagmatische Substanz kein Wasser ist. Der Glanz hyaloplasmatischer Tropfen sowie ihr physikalisches Verhalten sind nicht oder doch nicht ausschließlich aus der Anwesenheit der Struktursubstanz zu erklären. Eiweißartige Tagmen müßten sich ohne weiteres mit Wasser mischen, was für das Hyalom aber nicht gilt. Wir sind vollauf berechtigt — wie ja auch von Bütschli und anderen Forschern angenommen wird —, von der Anwesenheit einer fettartigen Substanz im Hyalom zu reden, wenn es sich natürlich auch nicht um ein reines Fett oder Öl, dessen Nachweis nicht schwer fallen würde, handeln kann.

Auf die Anwesenheit einer fettartigen Substanz im Hyaloplasma verweisen vor allem sehr wichtige Befunde Overtons, die im folgenden kurz darzulegen sind. Overton stellte 1899 die Ansicht auf, daß die eigentümlichen osmotischen Eigenschaften der lebenden Zellen wohl auf „auswählender Löslichkeit“ des Plasmas für die diosmierenden Stoffe beruhen dürften. Denn alle Verbindungen, die in Äther, fetten Ölen und ähnlichen Lösungsmitteln leicht löslich sind (leichter als in Wasser), dringen rasch in die Zellen (speziell in die Pflanzenzellen) ein, solche dagegen, die in Wasser leicht, in Äthyläther oder fetten Ölen jedoch nicht oder nur sehr schwer löslich sind, nicht oder doch nur sehr langsam. Derart dringen schnell ein alle Alkaloide, nicht aber ihre in Äther etc. nicht löslichen Salze; ebenso die basischen Anilinfarbstoffe, nicht aber ihre sulfosauren Salze, die in ihrer Löslichkeit den Salzen der Alkaloide entsprechen; schließlich auch die basischen und indifferenten Narkotika, die organischen Antiseptika und gewisse gebräuchliche Fixierungsmittel. Da nun in allen bis jetzt daraufhin geprüften Zellarten fettartige Stoffe chemisch nachgewiesen wurden, und zwar in erster Linie Cholesterin und Lecithin, die Overton im Verein mit anderen gelegentlich noch vorhandenen kurz als Plasmalipoide zusammenfaßt, so nimmt Overton an, daß es diese Lipoidsubstanzen sind, denen das Plasma seine osmotischen Eigenschaften dankt, indem

die erwähnten Kristalloide in ihnen günstige Lösungsbedingungen finden.

Die Frage nach der Ursache der sog. osmotischen Eigenschaften der Zellen hat uns hier nicht zu beschäftigen, die OVERTONschen Anschauungen sind hier nur insofern für uns interessant, als sie die Anwesenheit und enorme funktionelle Bedeutung fettartiger Substanzen im Plasma sehr nahe legen, wenn nicht erweisen. Sie begegnen sich durchaus mit den oben mitgeteilten morphologischen Befunden, die sie ebenso stützen, als sie durch jene gestützt werden. Auch OVERTON verneint die reine Fett- oder Ölnatur der in Frage stehenden Substanzen; dagegen spräche z. B., daß Algenfäden bei tagelangem Liegen in 2‰iger Lösung von sekundärem Natriumkarbonat keine Schädigung erfahren, während andernfalls Verseifung eintreten müßte. Sie müßte ja auch im alkalisch reagierenden Blut der Wirbeltiere, besonders bei der höheren Temperatur, wie sie das Blut der Vögel und Säuger aufweist, eintreten. Die OVERTONschen sowie meine Befunde bieten auch eine Erklärung für das längst bekannte (HOPPE-SEYLER, E. SCHULTZE u.a.) Vorkommen des Cholesterins in allen lebenden Zellen, das angesichts der chemischen Inaktivität dieses Körpers bislang überraschen mußte. Sie stehen auch in Einklang mit der Tatsache, daß das Plasma von außen Wasser aufzunehmen vermag, bzw. leicht dafür durchlässig ist, denn verschiedene Ester und Gemische von Cholesterin mit andern fettartigen Körpern können bedeutende Mengen Wasser aufnehmen, so z. B. Lanolin. das mehr als das doppelte Gewicht Wasser aufnimmt, ferner das Cholesterin-Lecithingemisch des Nervenmarks. Dabei gilt im allgemeinen Nichtmischbarkeit mit Wasser, wie es ja auch beim Hyaloplasma der Fall ist.

Nach PFEFFER sollen die osmotischen Eigenschaften der Pflanzenzelle auf dem Verhalten der äußeren Plasmahaut — äußerste Schicht der sog. Hautschicht des Primordialschlauchs — und der inneren Vakuolenhaut — Grenzschicht der Körnerschicht des Primordialschlauchs gegen die Zellsaftvakuole hin — beruhen. Doch betont er, daß auch das übrige Plasma zur Herstellung einer gleich wirksamen Haut befähigt sei, wenn es z. B. durch Verwundung in direkte Berührung mit dem Wasser tritt. Durch die hier gemachten Mitteilungen wird dies Verhalten des Plasmas ohne weiteres verständlich, da Lipoidsubstanz, die eben nach OVERTON für die osmotischen Qualitäten in Betracht kommt, überall im Sark vorhanden ist. Einiges Bedenken muß erregen, daß die Zellen nach dem Abtöten ihre osmotischen Eigenschaften verlieren. OVERTON

glaubt hierfür das Verhalten der Struktursubstanz verantwortlich machen zu dürfen. Ohne Zweifel ist ihm darin auch in vieler Hinsicht zuzustimmen, da wir auch intra vitam die intertagmatische Substanz unter dem Einfluß der Struktursubstanz stehend finden (siehe unten in § 20); doch muß betont werden, daß durchaus nicht alle Stoffaufnahmen des Plasmas aus auswählender Löslichkeit durch die Lipoide erklärt werden können und für solche Fälle der Entfall der Osmose nach der Abtötung der Zelle ganz selbstverständlich erscheint.

Die Ergebnisse dieses Paragraphen lauten folgendermaßen. Das Hyaloplasma besteht aus einer in Form von Tagmen auftretenden Struktursubstanz und aus einer homogenen flüssigen Intertagmalsubstanz von Lipoidcharakter, in die Wasser in verschiedener, oft wohl recht beträchtlicher Menge aufgenommen sein kann, ohne daß sie sich direkt mit Wasser mischte. Die intertagmatische Substanz, mag sie nun wasserfrei oder wasserhaltig sein, ist als Lösungsmittel der Struktursubstanz, falls man den Vergleich des Plasmas mit einem Kolloid vertreten will, aufzufaßen. Für unsere weiteren Betrachtungen erscheint dieser Vergleich durchaus wertlos; denn wir begegnen Beziehungen des Kolloids zum Lösungsmittel, die ihresgleichen in der toten Welt nicht haben. Will man die Beziehung des Lipoids zu den Tagmen zutreffend charakterisieren, so empfiehlt es sich, jenes als Arbeitssubstanz, diese insgesamt als lebende Substanz zu bezeichnen. Die lebende Substanz bedient sich des Lipoids für bestimmte, vor allem für Bewegungszwecke. Indem ich diese Auffassung hier äußere, greife ich dem Inhalt der letzten Paragraphen voraus, dem wir uns zunächst noch nicht zuwenden können, da vorher die bis jetzt aufgestellten Plasmatheorien einer kurzen Kritik unterzogen werden sollen.

B. Theorien der Plasmastruktur und -bewegung.

Von Theorien der Plasmastruktur und -Bewegung kommen für uns nur jene in Betracht, die sich mit homogenem Plasma beschäftigen, da hier auf die Gerüstfunktion nicht eingegangen werden soll (siehe über das Gerüst nur wenige Worte am Schluß von § 20). Immerhin sind zwei Gruppen von Theorien zu unterscheiden, je nachdem man dem Plasma überhaupt keine Struktur — mindestens soweit geformte Teilchen (Tagmen) in Betracht kommen — oder eine Struktur, die von isolierten kleinsten Teilchen gebildet wird, zuspricht. Keine Rücksicht auf geformte Teilchen nehmen die Oberflächenspannungstheorien, die zur Zeit die verbreitetsten

sind; dagegen setzen die Quellungstheorien Teilchen voraus. Es seien zunächst die Oberflächenspannungstheorien berücksichtigt.

§ 18. Oberflächenspannungstheorien.

Die Oberflächenspannungstheorien, wie sie vor allem von Quincke, Bütschli, Rhumbler und Jensen vertreten werden, legen besonderes Gewicht auf den Vergleich des Plasmas mit Flüssigkeitstropfen. Ich fühle hier nicht das Bedürfnis, im einzelnen all die Gründe, die für die reinflüssige — teils homogene (Quincke, Jensen), teils schaumige (Bütschli, Rhumbler) — Struktur des Plasmas, speziell des Protistenplasmas, angeführt worden sind, zu diskutieren, um so mehr, als ich ja selbst die flüssige Natur des Hyaloplasmas vertrete und in dieser Hinsicht meine früheren Anschauungen (siehe Histologie 1902 und Vitalismus 1903) eine, wenn auch nur geringe, Abänderung erfahren haben (für das Metazoenplasma, wie ja auch für das der Linodromen, Infusorien und Metaphyten nehme ich nach wie vor, für letztere drei Gruppen jetzt sogar mit viel größerer Berechtigung, gerüstige Struktur an, deren Existenz sich ja mit den inneren Strömungserscheinungen durchaus verträgt, wie diese Arbeit, vor allem in § 12 und 16, deutlich gezeigt hat). Ich wende mich vielmehr ohne weiteres den Hypothesen über die Entstehung der Bewegungserscheinungen zu, gehe dabei aber aus von den Befunden an leblosen Tropfen, die entweder von homogener oder von schaumiger Beschaffenheit sind.

Quincke bringt einen Öltropfen in Wasser und läßt einseitig dem Tropfen einen feinen Strahl alkalischer Flüssigkeit zuströmen. Bei Anwesenheit freier Fettsäuren im Öl kommt es zur Seifenbildung. Die Seife breitet sich an der Grenze des Öls zum Wasser aus und wird von letzterem gelöst; sie setzt die Oberflächenspannung des Öls bedeutend herab, bedingt dadurch eine Vorwölbung des Tropfens, bis die, entsprechend dem kleineren Krümmungsradius hier verstärkte Spannung der im unveränderten Oberflächenbereich herrschenden Spannung das Gleichgewicht hält. Zugleich bedingt die Ausbreitung der Seife Wirbel im Öl und im angrenzenden Wasser. Im Öl strömt Substanz nach dem Berührungspunkt, an dem sich der Tropfen vorwölbt; derart kommt immer frisches Öl in Berührung mit der alkalischen Flüssigkeit, neue Verseifung tritt ein und neue Spannungsverminderung, die zu andauernder Formveränderung des Tropfens und zur Fortbewegung führt. Indem die rückwärtige Tropfensubstanz sich nach dem Punkt verminderten Druckes hinbegibt, verlagert sich der ganze Tropfen in der Richtung gegen die zufließende alkalische Flüssigkeit hin.

Die zuführende Strömung im Öl (axialer Zuführungsstrom), der periphere Ausbreitungsstrom der Seife und der zu ihm parallele Außenstrom im Wasser können durch Zusatz von Kienruß und Tusche leicht sichtbar gemacht werden. Während Quincke für die Fortbewegung des Tropfens vorwiegend die an diesem selbst wahrnehmbaren Strömungen in Betracht zieht, rechnet Bütschli auch mit den Außenströmen, die bei ihrem Verlauf nach rückwärts vorn gewissermaßen im Wasser eine Region niedrigen Druckes schaffen, in welche der Schaumtropfen (Bütschli operierte mit Schäumen) eingesogen wird. Bemerkt sei, daß Quincke 1894 den Außenströmungen auch Bedeutung zuschreibt; er spricht hier speziell über die Bewegung der Myelinfiguren.

Bei Amöben werden nun ähnliche Ströme wie bei den Öl- oder Schaumtropfen beobachtet und zur Erklärung der lappigen Pseudopodienbildung (Lobopodien) herangezogen. Kühne, F. E. Schulze, Engelmann, Verworn, Bütschli, Rhumbler u. a. erkannten den axialen Zuführungsstrom zum Pseudopodium, der sich in vielen Fällen hier an der Oberfläche fontäneartig ausbreitet und als Ausbreitungsstrom nach rückwärts verläuft. F. E. Schulze verfolgte ihn bei *Pelomyxa*, wo der axiale Strom eine mächtige Entwicklung aufweist, bis zu einer ruhenden Außenzone am Tier, die wie ein Gürtel das innere vorwärtsströmende Sark umschließt. Nach Rhumbler biegt bei *Amoeba blattae* der (von ihm Fontänestrom genannte) Ausbreitungsstrom an der Basis des Pseudopodiums gegen innen um und geht in den axialen Strom über (Fontänewirbel). Gewöhnlich fehlt der Ausbreitungsstrom ganz, so bei der rasch kriechenden *Amoeba limax* (Verworn), deren schneller axialer Strom am Pseudopodienende erstarrt.

Zur Erklärung der Amöbenbewegung ziehen Quincke und Bütschli die Erfahrungen an Flüssigkeitstropfen in Betracht. Quincke nimmt an der Oberfläche der Amöben eine sehr dünne, mikroskopisch nicht nachweisbare Ölhaut an, an deren Innenfläche lokal Verseifungen durch das angrenzende alkalisch reagierende Sark eintreten sollen. Es bildet sich eine Art „Eiweißseife", die sich längs der Ölhaut ausbreitet (Ausbreitungsstrom) und dabei die Oberflächenspannung herabsetzt; indem immer neue Sarkteile durch den axialen Strom zur Ölhaut herangeführt werden, folgt der einfachen Pseudopodienbildung die Lokomotion.

Da Bütschli sich zuerst mit der Annahme einer Ölhaut nicht zu befreunden vermochte, zog er einen peripheren Ausbreitungsstrom, der durch das Platzen oberflächlich gelegener Waben

und Enchylemerguß nach außen auf das Sark entstehen soll, zur Erklärung der Oberflächenspannungsverminderung in Betracht. Ein solch peripherer Strom bedingt das Auftreten konformer Außenströme im umgebenden Wasser. Nun mußte sich aber Bütschli beim Studium von *Pelomyxa* überzeugen, daß solche Außenströme nicht existieren; nur bei starker Sarkströmung tritt ein schwacher Außenstrom auf, der aber dem Ausbreitungsstrom gerade entgegen verläuft. Auf Grund dieser Beobachtung schloß sich Bütschli im Nachtrag seiner großen Arbeit über Plasmastrukturen (1892) der Ansicht Quinckes an, die er weiter spezialisierte. Dem Ausbreitungsstrom der Eiweißseife an der Innenfläche der Ölhaut soll ein konformer Strom in der Ölhaut selbst, und zwar in deren inneren Schichten, entsprechen. Diesem Innenstrom muß aus physikalischen Gründen ein entgegengesetzt verlaufender Strom in den Außenschichten der Ölhaut entsprechen. Bütschli verweist darauf, daß man durch Annäherung von Alkohol z. B. in den so überaus dünnen Lamellen einer Seifenblase Gegenströme hervorrufen kann. Wiederum dem Außenstrom in der Ölhaut soll der bei *Pelomyxa* beobachtete Strom im umgebenden Wasser konform sein.

Diese Ansicht erfuhr durch Befunde Blochmanns an *Pelomyxa* eine scheinbare Bestätigung. Blochmann fand nämlich, wie in § 6 geschildert ward, an der Oberfläche der von ihm genauer untersuchten Tiere eine sehr feine hyaline Hautschicht, welche starre Cilien trägt, und vermochte durch die Anwesenheit dieser Cilien bei der Lokomotion der Tiere eine Verschiebung der Hautschicht, konform mit dem axialen Innenstrome und ebenso konform mit im umgebenden Wasser durch Karmineinstreuung sichtbar gemachten Außenströmen nachzuweisen. Unter der Hautschicht verläuft am Lokomotionsende des Tieres der Ausbreitungsstrom entgegengesetzt zur Bewegung der Hautschicht und zum Innenstrome. Von einem Strom in der inneren Partie der Hautschicht, der konform mit dem Ausbreitungsstrom verläuft, erwähnt Blochmann nichts; ein solcher Strom existiert nun in der Tat nicht und kann ja gar nicht existieren, da die Hautschicht eine Pellicula vorstellt, in der überhaupt keine Strömungen möglich sind. Bei der Lokomotion verschiebt sich natürlich auch die Pellicula in der Bewegungsrichtung, also konform mit dem axialen Strome, während der bei *Pelomyxa* vorkommende, bei der von mir untersuchten *Mastigamoeba* fehlende, Ausbreitungsstrom am vordern Körperende eine entgegengesetzt gerichtete Strömung, d. h. ein Abfließen der entoplasmatischen Körnchen unter der Pellicula, repräsentiert. Die

von Bütschli geforderte Ölhaut ist also in der von Blochmann entdeckten Hautschicht nicht gegeben, um so weniger, als Bütschli selbst die Existenz einer Pellicula für alle Amöben (irrtümlicherweise) annimmt, so daß die Ölhaut noch außerhalb der Hautschicht gesucht werden müßte.

Rhumbler geht bei seinem Erklärungsversuch der Amöbenbewegung von der Annahme einer Umbildung des Entosarks in Ektosark (sogenannter Ento-Ektoplasmaprozeß) aus. Schon Engelmann, Pfeffer und F. E. Schulze hatten eine solche Umbildung angenommen. Der Achsenstrom ist durch Vordringen des Entosarks an die Oberfläche bedingt; indem das Entosark sich hier im Fontänestrom ausbreitet, wird es der Einflußnahme des Außenmediums ausgesetzt, der man eine verdichtende Wirkung auf das Sark zuschreibt. Im allgemeinen wird das hyaline Ektosark als eine zähe Substanz betrachtet, die vorwiegend aus Hyaloplasma, also aus Schaumlamellen, besteht; bei der Verdichtung sollen das Enchylem, sowie die in den Lamellen eingelagerten Körnchen gegen das Körperinnere hin ausgepreßt werden. Indem nun das in Ektosark sich umwandelnde Entosark im Ausbreitungsstrom das früher oberflächlich gelegene Ektosark umfließt und in dieses Körnchen und Enchylem abgibt, wird dieses Ektosark in Entosark umgewandelt und kann nun selbst in den Axialstrom eintreten. Dieser sogenannte Ekto-Entoplasmaprozeß findet vor allem am Hinterende der Amöbe statt, wo beim Abströmen des Entosarks gegen vorn hin das Ektosark zusammenschrumpft und ins Innere einsinkt, also der verdichtenden Wirkung des Außenmediums entzogen wird.

Als eigentliche Ursache der Pseudopodienbildung, bzw. der Änderung in der Oberflächenspannung nimmt Rhumbler eine Substanzänderung im Ektosark an. Das chemisch anomogen gewordene Ektosark reißt lokal bei der Spannungsverminderung ein und läßt Entosark an die Oberfläche treten, das sich unter dem Einfluß des Außenmediums zu Ektosark verdichtet. Manchmal erfolgt das Hervorquellen des Entosarks äußerst plötzlich, eruptionsartig; doch sind solche, auch von Penard beschriebene Vorkommnisse als Ausnahmen zu betrachten. Sie verlaufen im übrigen typisch unter Ektosarkentwicklung. Als Anstoß zur Anomogenisierung des Ektosarks, die die Pseudopodienbildung einleitet, zieht Rhumbler nicht bloß Einflüsse des Außenmediums, sondern auch innere Dispositionen in Betracht. Denn es kann unmöglich für das wechselvolle Verhalten der Amöben, besonders wenn viele Tiere nebeneinander unter gleichartigen Bedingungen sich vorfinden, die Außenwelt allein maß-

gebend sein; die inneren mitbestimmenden Faktoren entziehen sich jedoch zur Zeit unsrer Kenntnis. Daß das Entosark für die Pseudopodienbildung erst sekundär von Bedeutung ist, ergibt sich daraus, daß es, wie schon erwähnt wurde, gelegentlich bei den Formveränderungen des Körpers ganz unbeteiligt bleiben kann.

Die allgemein gehaltenen Erörterungen Rhumblers erfahren eine Spezialisierung durch Verworns Anschauung, nach welcher die chemische Substanzveränderung der Oberflächenschicht durch Einfügung von Sauerstoff in die Plasmamoleküle (Biogenmoleküle) bedingt sein dürfte. Hier ist also die Abhängigkeit der Pseudopodienbildung von der Umgebung scharf hervorgehoben. Verworn stützt seine Ansicht auf die Kühneschen experimentellen Befunde, daß Pseudopodienbildung, überhaupt Sarkbewegung im allgemeinen, nur bei Anwesenheit von Sauerstoff möglich ist. Die Oxydation der Biogenmoleküle soll die Kohäsion im Ektosark herabsetzen und die Oberflächenspannung vermindern; indem die sehr labilen Moleküle spontan oder auf Reiz hin, nach der O-Aufnahme, zerfallen, wird die Spannung wieder erhöht. Somit entspricht der Oxydation eine Expansionsphase, dem Molekülzerfall eine Kontraktionsphase des Sarks. Durch den Ento-Ektoplasmaprozeß gelangt immer neues Sark an die Oberfläche, das oxydiert wird, während umgekehrt, durch den Ekto-Entoplasmaprozeß, die zerfallenden Moleküle in die Tiefe sinken und hier durch Nahrungs- und Kernstoffe restituiert werden. Dieser Anschauung schließt sich Rhumbler im allgemeinen an.

Jensen redet nicht von einer Oxydierung der Biogenmoleküle, sondern von einer assimilatorischen Änderung derselben. Die Verbindung der Moleküle mit dem Assimilierungsmaterial führt nach ihm zur Molekülvergrößerung, der selbstverständlich eine Verminderung der Molekülzahl auf gleichem Raume entspricht. Diese Verminderung bedingt aber eine Erniedrigung der Oberflächenspannung, da der Kohäsionsdruck proportional dem Quadrat der Molekülzahl ist. Umgekehrt bedingen dissimilatorische Veränderungen der Biogenmoleküle deren Abbau, daher Erhöhung der Molekülzahl und Steigerung der Spannung.

Zur Rhumblerschen Theorie eines Ento-Ektoplasmaprozesses ist zu bemerken, daß letzterer in dieser Form gar nicht existiert. Es tritt wohl Hyaloplasma aus dem Entosark ins Ektosark über und umgekehrt, dadurch wird aber keine wesentliche Veränderung des Hyaloms bedingt, wie ja aus § 6—8 deutlich genug hervorgeht. Als Ursache der Amöbenbewegung kommt der genannte Prozeß überhaupt nicht in Betracht. Nicht allein, daß sehr oft das Entosark

überhaupt nicht zur Oberfläche gelangt und daher nicht verdichtet werden kann, es setzt ja die Erniedrigung der Oberflächenspannung, durch welche die Pseudopodienbildung und Lokomotion bedingt sein soll, auch eine „Anomogenisierung“ der peripheren Ektosarkschicht voraus, für die entweder äußere oder innere Einflüsse, die von der Differenz zwischen Ekto- und Entosark ganz unabhängig sind, die Ursache bilden. Interessant ist auch, wie verschieden Rhumbler sich gegenüber Bütschli die Umbildung von Entosark in Ektosark vorstellt. Nach Bütschli soll die Undeutlichkeit, bzw. der völlige Mangel einer Struktur im Ektosark durch Dehnung der Wabenwände auf Grund von reicher Enchylemanhäufung in den Waben bedingt sein. Die Hyaloplasmalamellen sollen bis zur Unsichtbarkeit durch die Dehnung verdünnt werden können. Ganz im Gegensatz dazu vertreten aber Rhumbler und Jensen — und die meisten Protozoenforscher dürften ihnen darin beistimmen — die Ansicht, daß das Ektosark vorwiegend von Hyaloplasma gebildet wird und aus teilweiser Verdrängung des Enchylems die Homogenität der Zone sich ableitet. Beide Ansichten sind aber unhaltbar. Erstens erklärt keine von beiden das Undeutlichwerden der Struktur, da der optische Gegensatz von Enchylem und Hyaloplasma einfach durch Vermehrung der einen und teilweise Verdrängung der anderen Substanz nicht beseitigt werden kann. Zweitens verträgt sich mit Bütschlis Ansicht nicht die Zähigkeit vieler Außensubstanzen (es sei übrigens erwähnt, daß Bütschlis Ansicht für die Pseudopodien von Hyalopus (§ 2) aufgestellt wurde, wo gerade enorme Zähigkeit der Podialsubstanz vorliegt); mit Rhumblers Ansicht wiederum verträgt sich nicht die leicht flüssige Beschaffenheit des Ektosarks z. B. von *Amoeba limax*. Es muß immer im Auge behalten werden, daß Gerüststrukturen, falls sie vorhanden sind (was für die Amöben nicht gilt), mit Deutlichkeit hervortreten und nur durch Auftreten einer sehr zähen Perifilarsubstanz, wie z. B. in den Hyalopuspseudopodien, undeutlich gemacht werden können, unter bestimmten Umständen aber auch hier wieder hervortreten. Für die Amöben gilt solch Verhalten nicht, das Ektosark ist vielmehr immer homogen.

Eine physikalische Erklärung der Körnchenbewegung an den Filopodien der Retikulaten versuchte Quincke. Ihm scheinen die Filopodien „dünne ölbekleidete Eiweißfäden zu sein, längs deren feste eiweißhaltige Körnchen durch periodische Ausbreitung auf und ab geführt werden, ähnlich wie im Innern von Pflanzenzellen“. Auch hier würden durch Verseifung Ströme an der Grenze des Filopodiums und des angenommenen Ölmantels entstehen, durch die die Körnchen

passiv verlagert werden. Diese Erklärung schließt sich eng an die von QUINCKE versuchte Erklärung der Strömungserscheinungen in Pflanzenzellen an. QUINCKE unterscheidet einwärts von der Cellulosehaut eine sehr dünne Flüssigkeitsmembran aus fettem Öl oder flüssigem Fett, die er Plasmaschlauch nennt, vom übrigen teils schleimigen (Primordialschlauch), teils wässerigen (Zellsaft) Zellinhalt, der eiweißhaltig ist. Der Plasmaschlauch wäre der Plasmahaut PFEFFERS zu vergleichen, die jedoch von diesem Autor durchaus nicht als eine reine Fett- oder Ölschicht aufgefaßt wird. QUINCKE meint nun, daß „das in der Hautschicht der schleimigen Plasmamasse enthaltene Eiweiß“ lokal an der Innenwand des öligen Plasmaschlauches Eiweißseife bilde, die sich ausbreitet und die schleimige Masse mit ihren Körnchen, Stärkekörnern und Chromatophoren in Bewegung versetzt, während die leicht bewegliche Flüssigkeit im Zellinnern wenig oder gar nicht mitgerissen wird. Der im Öl und im Eiweiß absorbierte Sauerstoff begünstigt die Seifenbildung; es kann durch ihn flüssiges Eiweiß in festes in Form von Fäden und Bändern an der Oberfläche des Plasmaschlauches verdichtet werden, das sich dann in dem wässerigen Zellsaft wieder löst. Aus solchen Bälkchen festen Eiweißes ergeben sich die Gerüststränge, die die Zellhöhle durchspannen und deren Form fortwährendem Wechsel unterworfen ist.

Alle diese Theorien über die Bedeutung der Oberflächenspannung für Erzeugung von Strömung und Lokomotion des Sarks sind gänzlich unhaltbar. In keinem Falle ist die Existenz einer Ölhaut (Plasmaschlauch) erwiesen und sie kann auch weder für die Amöben, noch für die Filopodien, noch für die Pflanzenzellen angenommen werden. Für die Pflanzenzellen geht das aus der Art der Entstehung der Zellhaut, aus der Existenz von Zellbrücken, die auf innige Beziehung der Hautschicht zur Cellulosewand deuten, vor allem auch aus den Versuchen OVERTONS hervor, die gerade das Nichteintreten von Verseifungen bei Anwesenheit alkalischer Substanzen erweisen. Daß die Filopodien keine Ölhaut in Umgebung der vitalen Körnchen tragen, erhellt aus dem Verhalten von großen Karminkörnern bei Berührung mit den Podien; die Perifilarsubstanz, die einzig und allein als Ölhaut aufgefaßt werden könnte, läßt sich außerdem an den Schwimmhäuten isoliert erkennen und erweist sich wohl als fettartig, aber nicht direkt als Öl oder Fett. Bei Amöben ferner, die von einer echten Pellicula umkleidet sind, könnte eine äußere Ölhaut keinerlei Bedeutung für die Entstehung von Sarkströmungen haben; verlegt man die Haut aber unter die Pelli-

cula, so erscheint letztere vom Sark abgesondert, während sie doch gerade die innigste Beziehung zu ihm aufweist. Versucht man nun gar, die Oberflächenspannungshypothese auf die Infusorien oder Gregarinen anzuwenden, so bedarf es kühnster Spekulationen, um die Hypothese mit den Beobachtungsfakten in einen scheinbaren Einklang zu setzen, weshalb denn auch bis jetzt eine derartige Anwendung im allgemeinen unterblieb. Es unterliegt aber keinem Zweifel, daß alle Sarkströmungen, weil an das Hyaloplasma gebunden und ihrem Wesen nach ganz identisch, aus ein und derselben Ursache heraus abgeleitet werden müssen.

Wohin man kommt, wenn man ohne Rücksicht auf die Beobachtung spekuliert, das zeigt Jensens Erklärungsversuch der Filopodienbildung. Nach ihm gibt es im Filopodium einen axialen Zustrom, der Entosark vom Körper her zur Spitze des wachsenden Filopodiums hinführt, wo es in zäheres Ektosark umgewandelt wird und zur Vergrößerung des Podiums Verwendung findet. Nun ist aber kaum ein Faktum genauer bekannt, als daß die Strömung an den Filopodien peripher verläuft und die Achse von mindestens zäherer, in Wirklichkeit von fester Beschaffenheit ist. Es mußten also die Dinge geradezu auf den Kopf gestellt werden, damit die Theorie auf ihre Rechnung kam.

§ 19. Quellungstheorien.

Zwei Versuche gibt es, die zur Erklärung der Bewegungserscheinungen an und in pflanzlichen und tierischen Zellen — soweit präformierte Gerüste nicht in Betracht kommen — geformte Teilchen im Plasma und ihr Verhalten zur Intertagmalsubstanz in Betracht ziehen. Die eine Theorie ist von Engelmann (1879) speziell für die Pseudopodienbildung der Hyalo- und Linodromen, die andere von Hofmeister (1867) für die Strömungen in Pflanzenzellen aufgestellt worden. Beiden Theorien ist gemeinsam, daß sie als Intertagmalsubstanz das Wasser ansehen und die Bewegungserscheinungen auf Vermehrung und Verminderung des lokalen Wassergehalts zurückführen. Sie können deshalb als Quellungstheorien den Oberflächenspannungstheorien, die im vorhergehenden Paragraphen erörtert wurden, gegenübergestellt werden. Ich gehe zunächst auf die Engelmannsche Theorie ein.

Engelmann nimmt an, daß das Rhizopodenplasma eine elementare Struktur in Form von ultramikroskopischen kontraktilen und reizbaren Formelementen, die er, im Anschluß an Pfeffer, Inotagmen nennt, in wässeriger Lösung enthält. Die Inotagmen sind

faserähnliche Gebilde (Molekülverbindungen), die unter Wasseraufnahme sich zu verkürzen und im maximal erregten Zustande Kugelform anzunehmen vermögen. Diese Hypothese einer Inotagmenverkürzung bei der Verquellung stützt sich auf die bekannte Tatsache, daß verquellende Pflanzen- und Bindegewebsfasern sich kontrahieren, entquellende dagegen verlängern. Das Quellungswasser soll der Intertagmalsubstanz (Imbibitionswasser des Plasmas) entnommen und bei der Entquellung wieder in sie hinein abgegeben werden. Wird nun die Annahme gemacht, daß sich die Inotagmen regelmäßig in Reihen, der eigenen Längsachse entsprechend, aneinander anlegen und in dieser Anordnung durch Kohäsionskräfte zusammengehalten werden, also Fibrillen zu bilden vermögen, so muß ein Pseudopodium oder ganzer Zellkörper mit derartig ausgebildeter Tagmalstruktur bei der Verquellung der Inotagmen eine Verkürzung erfahren, während anderseits, bei der Entquellung, eine Expansion eintritt. Der Zustand längster Pseudopodienstreckung entspricht der völligen Entquellung der Inotagmenreihen; der Zustand maximaler Verkürzung der Pseudopodien und Abkugelung des Körpers der völligen Verquellung der Inotagmenreihen.

Dreierlei vollkommen hypothetische Elemente liegen in dieser Theorie eingeschlossen. Erstens ist vom Formwechsel der Tagmen (deren Existenz nach den Mitteilungen des vorhergehenden Abschnitts nicht zu bestreiten ist) gar nichts bekannt, wir haben vielmehr, bei nicht zu umgehender Deutung der Difflugiengranula als Tagmen, den direkten Beweis für die Formbeharrung der Tagmen in Händen. Somit fällt die spezielle Annahme von „Inotagmen“ ohne weiteres. Zweitens setzt die Theorie die reihenartige Anordnung der Tagmen in den Pseudopodien und im Körper, also eine, wenn auch nur vorübergehend auftretende Fibrillierung des Sarks voraus, von der, außer bei den Linodromen, bei Rhizopoden nichts nachweisbar ist. Finden wir doch gerade bei den Difflugien eine strömende und außerdem eine molekulare Bewegung der Tagmen in den Pseudopodien und im Ektosark überhaupt und müssen gleiches auch für die Tagmen der Amöben, obgleich uns diese selbst meist unbekannt bleiben, annehmen. Drittens endlich rechnet die Inotagmentheorie mit einer Aufnahme des Imbibitionswassers in die Tagmen, also mit einer Verquellung der elementaren Struktureinheiten des Plasmas. Wenn man die Tagmen für in allen Fällen mikroskopisch nicht nachweisbare Gebilde hält, ist natürlich gegen diese Annahme kein direkter Gegenbeweis, wenn allerdings auch kein direkter Beweis dafür zu erbringen. Indessen sind wir in keiner Hinsicht gezwungen, die aus-

schließlich ultramikroskopische Größe der Tagmen zu vertreten; es gibt keine scharfe Grenze zwischen zur Zeit mikroskopisch nicht sichtbar zu machenden und sichtbaren Tagmen; an letzteren aber müßte, ebenso wie ihre Form überhaupt, auch jede Veränderung der Form nachgewiesen werden können. Von solcher Formveränderung durch Quellung und Entquellung, also von Vergrößerung und Verkleinerung der Granula, ist nun im Difflugienplasma nichts zu bemerken. Zu bemerken ist noch für jene, die den Difflugiengranula die Bedeutung einer elementaren Struktur absprechen möchten, daß die tanzende (molekulare) Bewegung dieser Granula sich unmöglich mit der Existenz einer feineren fibrillären Struktur vereinigen läßt. Die ENGELMANNsche Theorie ist also im ganzen Umfang abzulehnen.

Es bliebe nun immerhin die Möglichkeit gegeben, daß es sich bei der Pseudopodienbildung um einen Verquellungsvorgang handelt. Ohne daß die Tagmen ihre Form änderten, könnten sie die Imbibitionsflüssigkeit — die nicht, wie ENGELMANN annahm, Wasser, sondern ein höchstens wasserhaltiges Lipoid ist — auf Reiz hin physikalisch oder chemisch an sich binden, also lokal im Hyalom eine Vermehrung der Intertagmalsubstanz bewirken. Einer solchen Vermehrung müßte, wenn sie sich in peripherer Lage abspielt, eine Formänderung des Sarks entsprechen; am Amöbenkörper würde sich ein halbkreisförmig umgrenztes Lobopodium vorwölben. Natürlich setzt diese Hypothese voraus, daß an andrer Stelle Intertagmalsubstanz zur Verfügung steht; man hätte etwa anzunehmen, daß einer „hier“ sich abspielenden Quellung eine „dort“ sich abspielende Entquellung entspräche. — Aber auch in dieser Form ist die ENGELMANNsche Quellungstheorie unhaltbar. Sie läßt ganz unaufgeklärt, wie ein gegebenes Pseudopodium sich zu verlängern vermöchte. Wenn lokal peripher sich eine Verquellung der Tagmen vollzogen hat, so ist eben damit der an den Tagmen vorausgesetzte Vorgang abgeschlossen und das Podienwachstum wäre nur durch Zuströmen nicht verquollener Tagmen möglich, wovon man doch erst wieder eine Ursache nachweisen müßte. Strömungen können wir uns nur nach jenen Punkten hin verlaufend vorstellen, wo Quellung stattfindet, nicht aber wo sie stattgefunden hat. Wenn wir nun aber an einer bestimmten Stelle der Amöbenoberfläche kontinuierlich Hyalom vorquellen sehen, wodurch Lokomotion in gerader Richtung, z. B. bei *A. limax*, bedingt wird, so kann es sich nicht um einen Quellungsvorgang der Tagmen handeln, vielmehr muß hier eine andere Ursache wirksam sein.

Die HOFMEISTERsche Theorie geht von der Veränderlichkeit des Imbibitionsvermögens des lebenden Plasmas für Wasser aus.

Hofmeister verweist z. B. auf die kontraktilen Vakuolen, in deren Auftreten und Verschwinden ja eben diese Veränderlichkeit drastisch zum Ausdruck kommt. Im Plasma sollen ultramikroskopische Teilchen enthalten sein, die periodisch eine gesteigerte Kapazität für Wasser erlangen, welche jedoch immer rückgängig wird. Wie in einem Kolloid sind die Moleküle von Wasserhüllen umgeben, die je nach dem Quellungszustand verschiedene Größe erreichen. Von den Molekülen, die Wasser von sich abstoßen, geht eine Strömung zu den Molekülen, die Wasser an sich reißen, wobei die wasserabgebenden Moleküle nebst ins Plasma eingelagerten größeren Körpern mitgerissen werden. Schreitet nun die Imbibition und Abstoßung im Plasma in bestimmter Richtung gleichmäßig fort, so ergibt sich eine Strömung, derart, wie wir sie in Pflanzenzellen beobachten.

Das wesentliche Moment dieser Hypothese ist das wechselnde Verhalten der letzten Plasmateilchen, die mit dem Tagmen Pfeffers zusammenfallen. Hofmeister nimmt periodische Imbibition des Plasmas auf Grund eines Strebens in den Tagmen, sich mit möglichst großen Wasserhüllen zu umgeben, an; von Formveränderung der Teilchen, wie Engelmann sie bei seiner Quellungshypothese vertritt, ist nicht die Rede. So sehr nun auch Hofmeister in dieser Hinsicht zuzustimmen ist, so muß doch auch seine Ansicht abgelehnt werden. Die Vorgänge im Hyaloplasma, mögen sie sich nun als Pseudopodienbildung oder als Strömungserscheinungen darstellen, sind überhaupt keine Quellungen und Entquellungen. Zwar läßt sich das für die Strömungserscheinungen in Pflanzenzellen zur Zeit nicht direkt erweisen, wohl aber für die Strömungen im Plasma der Hyalodromen, und da bei Gleichheit des strömenden Materials (Hyaloplasma) wohl auch die gleichen Ursachen hier wie dort angenommen werden dürfen, so entfällt auch die Erklärung für die Strömungen der Pflanzenzellen. Zunächst ist zu berücksichtigen, was bereits gegen eine erweiterte Fassung der Engelmannschen Theorie eingewendet wurde, daß nämlich ein Strömen von Quellungswasser nur von gegebenen Teilen zu andern gleichfalls bereits gegebenen stattfinden kann, wofür aber bei der Pseudopodienbildung die Vorbedingungen mangeln, da ja das Hyalopodium bei der Strömung erst entsteht. Das Bezeichnende der Pseudopodienbildung ist eben das Vorströmen des Hyaloplasmas über die Körpergrenzen hinaus. Betrachten wir nun die Pseudopodienbildung bei den Difflugien, so sehen wir, daß die Hyaloplasmagranulationen zunächst — wenigstens in sehr vielen Fällen — gar nicht an den

Vorgängen beteiligt erscheinen. Sie bleiben ruhig — abgesehen vom molekularen Tanze — an Ort und Stelle liegen und es strömt allein eine homogene Substanz vor, in deren Strömung hinein sie erst sekundär fortgerissen werden. Nun haben wir aber die Granulationen als Tagmen aufzufassen und bemerken also an ihnen keinen Quellungsvorgang, der, wenn er auch die Tagmen selbst unverändert ließe (Wasserhüllenbildung), sie doch jedenfalls voneinander trennen müßte, so daß sie von Anfang an sich im Podium verteilten. Will man nun aber die Granulationen nur als unwesentliche Einlagerungen, die mit der Pseudopodienbildung gar nichts zu tun haben, auffassen, so wird dadurch doch die Schwierigkeit der Erklärung nicht vermindert. Denn auch die Wasserhüllenbildung um verborgene, zwischen den Granula verteilte Tagmen müßte jene auseinandertreiben und sie sofort mit ins Pseudopodium hineinreißen. Ebenso müßten natürlich auch Entosarkkörner, die an der Bildungsstelle des Hyalopodiums gelegen sind, unbedingt immer sofort mit in das Podium hineinströmen, falls dessen Entstehung durch lokale Plasmaverquellung bedingt wäre. Nun sehen wir aber das Entosark gewöhnlich erst sekundär oder auch gar nicht, vor allem soweit die Körner in Betracht kommen, partizipieren und somit kann von einer Deutung der Pseudopodienbildung als eines Verquellungsvorgangs nicht die Rede sein. Dadurch wird aber auch die entsprechende Erklärung der Plasmaströmung in Pflanzenzellen sehr problematisch und es ist auf ihre Anwendung besser zu verzichten.

C. Theorie der lebenden Substanz.

§ 20. Strömung und Bewegung.

Bei Entwicklung meiner eigenen Anschauungen gehe ich von der Hyalopodienbildung aus. Als deren Prototyp betrachte ich die Bildung der Pseudopodien bei *Difflugia lobostoma* (siehe § 10). Wir finden hier das Ektosark von granulärem Hyaloplasma gebildet, das aus mikroskopisch unterscheidbaren Tagmen und einer homogenen intertagmatischen Grundsubstanz von Lipoidcharakter gebildet wird; der eventuelle Wassergehalt der letzteren kommt für uns nicht in Betracht. Auch in der homogenen Grundsubstanz kommen noch Tagmen vor, die erst bei Gerinnung sichtbar hervortreten; ihre Menge ist aber nur eine geringfügige, wie eben die Gerinnungsbilder lehren, und nicht vergleichbar der Menge ultramikroskopischer Teilchen in Plasmen, denen die sichtbaren Granulationen abgehen. Jedenfalls genügt es für uns, zunächst diese unsichtbaren Teilchen ganz zu vernachlässigen und nur mit den sichtbaren zu rechnen.

Insofern nun die Granula bei Entstehung eines Podiums zunächst ihre Position bewahren, ja an der Grenzlinie zum Podium sogar dichter zusammenrücken, nicht aber dem Strome folgen, ergibt sich ohne weiteres eine ganz bestimmte Abhängigkeit der Hyalopodienbildung von der Granulation, also deren aktives Verhalten. Bei passivem Verhalten müßten die Granula sofort im Strome sich verteilen. Wir begegnen hier derselben Aktivität wieder, die auch die Entosarkkörnchen aller Protozoen, sowie die strömenden Körnchen an den Filopodien der Linodromen auszeichnet, daß sie nämlich auf die flüssige Grundsubstanz des Hyaloplasmas Einfluß zu nehmen und in ihr Strömungen auszulösen vermögen. Auf die Eigenbewegung der erwähnten Körner wird weiter unten einzugehen sein; das aktive Verhalten der Hyalomgranula (Tagmen) stellt sich nun dar als eine Abänderung der physikalischen Beziehungen zur Arbeitssubstanz, die gewissermaßen nach einer bestimmten Richtung hin abgestoßen wird, während zugleich die Tagmen innige Beziehungen zueinander eingehen, nämlich die Dichte ihrer Verteilung ändern und eine Ruhelage einnehmen. Somit ergibt die kritische Betrachtung der Hyalopodienbildung sogleich zwei Vermögen der Tagmen: erstens das Vermögen, ihre Beziehungen zueinander, zweitens das Vermögen, ihre Beziehungen zur Intertagmalsubstanz abändern zu können.

Beide Vermögen genügen zur Erklärung aller hier in Betracht kommenden Bewegungserscheinungen, wenn wir noch die Annahme hinzufügen, daß diese Vermögen sich bestimmt gerichtet äußern. Es wird ja die Intertagmalsubstanz nicht nach allen Richtungen, sondern in ganz bestimmter Richtung vorgetrieben. Diese bestimmt gerichtete Vortreibung macht sich besonders deutlich bei der tropfenartigen Vorquellung von kurzen Zweigen oder Buckeln an den völlig ausgebildeten Pseudopodien bemerkbar. Hierbei kommt aber auch das Vermögen der Kohäsionsänderung deutlich zur Geltung, da die erst leicht verschieblichen Tagmen eng zusammentreten und nicht selten zu einem fast homogen erscheinenden Achsenstab sich zusammendrängen. Diese Fähigkeit einer Verdichtung des Kohäsionsgefüges kommt nun aber nicht nur den sichtbaren Teilchen des Plasmas, sondern auch den ultramikroskopischen zu. Die Außenkontur des Podiums erweist sich deutlich als eine doppelte, was der Existenz einer dünnen Rindenschicht entspricht. Bei der Fixierung tritt diese Rindenschicht noch deutlicher hervor und erweist sich ihrem Aussehen nach als ein Paratagma (Pfeffer), d. h. als eine flächenhafte dichtgedrängte Summe von Tagmen. Diese dichte

Anordnung ergibt sich beim Vorwärtsströmen des Hyaloplasmas momentan. Sobald die homogen erscheinende Plasmamasse am freien Ende des wachsenden Podiums anlangt, nehmen die unsichtbaren Teilchen, die peripher zu liegen kommen, Ruhelage ein, indem sie sich mit den anstoßenden zu einer festen Grenzhaut verbinden. Ausschließlich diese Grenzhaut ist für die Krümmungen und leicht schlagenden Bewegungen des Pseudopodiums verantwortlich zu machen; einer lokalen Verdichtung des Gefüges wird eine Einkrümmung des Podiums an der betreffenden Stelle entsprechen. Diese Haut ist aber nur eine vorübergehende Bildung, die bei der Entstehung von Seitenästen (Buckeln) des Podiums oder bei seiner Einziehung sofort wieder aufgelöst wird.

Wollten wir nun auch die Vergleichbarkeit der mikroskopisch sichtbaren und unsichtbaren Teilchen im Hyaloplasma der Difflugien bestreiten, so müßten wir doch beide angegebenen Vermögen auch den unsichtbaren Teilchen, die erst bei Gerinnung sichtbar werden, zuschreiben. Erstens sind Veränderungen im Kohäsionsgefüge auch bei Amöben leicht festzustellen. Sie ergeben sich aus der Ausbildung von Plasmahäuten (schon intra vitam), die durch ihren Glanz ihre Dichte gegenüber dem strömenden Plasma, aus dem sie doch hervorgingen, verraten, sie aber am fixierten Material noch weit deutlicher erkennen lassen. Auch das Haftenbleiben von Entosarkkörnern an ihnen, die erst in tollem Wirbel im vorströmenden Podium mitgerissen wurden, spricht für ihre Zähigkeit und die Ruhelage der Teilchen in ihnen. In der Bewegung der Podien drückt sich das Vermögen der Kohäsionsänderung nur deutlicher aus, nicht aber wird dadurch ein neues, erst weiterer Erklärung bedürftiges Moment eingeführt. Die Teilchen nähern sich lokal noch mehr, als es schon der Fall ist, wobei natürlich das ganze Podium in Schwingung geraten muß. Auf solche Weise wird auch die Entstehung der Vakuolenhäute sowie die Pulsation der kontraktilen Vakuolen ohne weiteres verständlich. Wie an der Peripherie des Sarks, so ordnen sich auch an der Grenze zu wässerigen Einlagerungen die Tagmen dichter als andernorts. Indem die Dichte des paratagmatischen Gefüges sich verstärkt, kommt es zur Kontraktion der Haut, die, falls zugleich eine sukzessive Ausstoßung von Teilchen aus dem Hautverband statthat, zum vollständigen Verstreichen der Vakuole führen kann. In der Ausstoßung von Teilchen ist die auf die Kontraktion folgende Zerfließung des Wandmateriales bereits angebahnt, und zwar wird, je energischer diese Ausstoßung erfolgt, ein desto ausgeprägteres spurloses Ver-

schwinden der Haut sich ergeben. Hier sei auch sogleich darauf hingewiesen, daß sich aus dem Vermögen einer Kohäsionsverdichtung die Möglichkeit einer Organisation im sonst flüssigen Hyaloplasma leicht ableitet. Die Vakuolenhäute haben wir als feste Gebilde aufzufassen; indem sie nun lokal in gleichfalls feste Beziehungen zu andern Vakuolen oder zum Kern, bzw. zur Pellicula, treten, oder indem auch in beliebig anderer Weise lokale feste Beziehungen von Tagmenmassen sich ergeben, entsteht gewissermaßen ein festes Strukturgerüst im Amöbenkörper, ohne daß ein fädiges Linom angenommen zu werden brauchte. Derart erscheint das Hyaloplasma als Vorstufe des Linoms, das als aus dauernd beständigen, fadenförmigen Anordnungen von Tagmen (Tagmorhabden) bestehend vorgestellt werden kann.

Das zweite Vermögen dokumentiert sich am Amöbenplasma in der ganzen Art der Podienbildung. Die vorströmende Hyalommasse setzt sich nicht selten scharf vom übrigen Ektosark ab und zeigt auch häufig eine dünnerflüssige Beschaffenheit, als sie den angrenzenden Teilen zukommt. Man kann daher, z. B. bei der Froschamöbe, die ursprüngliche Kontur des Körpers noch eine Zeitlang nach der Podienbildung als einen stärker glänzenden Saum, der erst allmählich undeutlich wird, unterscheiden (Fig. 8*c*). An solchem Saume können auch Entosarkkörner trotz heftigen Vorströmens der Podialsubstanz ruhig liegen bleiben. Daraus erhellt aber, daß die Podialsubstanz zunächst vorwiegend aus der Intertagmalsubstanz besteht, die von seiten einer bestimmten Tagmenmasse aus in Bewegung gesetzt, nach bestimmter Richtung gewissermaßen vorgeworfen wird. Vorwerfung, Vorstoßung, Vordrängung: das sind überhaupt diejenigen Bezeichnungen, die sich dem umbefangenen Beschauer des so interessanten Phänomens der Pseudopodienbildung ganz von selbst aufdrängen. Im Plasma steckt etwas Aktives, das auf entsprechend gelegene Plasmateile einwirkt und sie aus ihrer Lage drängt. Ist diese Verdrängung eine heftige und weitgehende, so wird schließlich auch die aktiv wirkende Masse mitgerissen und kann nun an anderen Stellen ihre Wirkung aufs neue entfalten.

Das hier Vorgetragene ist auch noch durch anderweitige Beobachtungen zu stützen. Während z. B. bei den Difflugien der homogene feste Grenzsaum der Podien nicht von den sichtbaren Tagmen gebildet wird, scheint das für den Grenzsaum des Körpers und der Pseudopodien bei *Amoeba fluida* zu gelten, wo mir der Grenzsaum selbst, nicht bloß eine ihm unmittelbar anliegende

Schicht des Ektosarks, aus Granula aufgebaut erschien (Fig. 13). Im gleichen Sinne sprechen auch die Bilder fixierter Exemplare. Besonders wichtig aber erscheint mir die in §§ 2 und 11 ausführlich erörterte Tatsache, daß die intra vitam frei beweglichen runden Granula bei der Fixierung untereinander Verbindungen eingehen, die zur Bildung netziger oder wabiger Gerinnsel führen; daß ferner echte Gerüstfäden untereinander Verbindungen einzugehen und diese wieder zu lösen vermögen (§ 12), kurz, daß also die Struktursubstanz die unbezweifelbare Fähigkeit, die Kohäsion in Plasma abzuändern, besitzt. Diese Tatsache kann gar nicht hoch genug angeschlagen werden und es wird in folgendem Paragraphen noch auf sie zurückzukommen sein.

Die Anwendung meiner Struktur- und Bewegungstheorie des Hyaloplasmas auf die Strömungen in Pflanzenzellen leuchtet von selbst ein. Hier kommen Kontraktionen (Kohäsionsverdichtungen) nicht oder nur nebensächlich in Betracht; Hauptsache ist die Verlagerung der Intertagmalsubstanz, die in bestimmter Richtung sich vollzieht und an welche auch die gleichsinnige Verlagerung der Tagmen selbst geknüpft ist. Das Plasma strömt, indem der eine Teil (Tagmen) den andern (Intertagmalsubstanz) in Bewegung setzt. Was für die Pflanzenzellen gilt, gilt auch für die Filopodien der Retikulosen: die Strömung der Peri- und Interfilarsubstanz (Hyaloplasma) erklärt sich in gleicher Weise. Auf die Existenz einer von den Körnchen unabhängigen Strömung mußte aus der strömenden Fortbewegung von Karminkörnern, die mit den Podien in Berührung treten, geschlossen werden. Die absolut passiven Karminkörner werden von Strömen gefaßt, die sie mit sich forttragen. Für die Existenz solcher Ströme ist nur die strömende Substanz, speziell die Tagmen in ihr, verantwortlich zu machen.

Über die Kontraktion der pulsierenden Vakuolen wurde schon ausgesagt. Betreffs der Ablösung der Nahrungsvakuolen vom Schlund und ihre rasche Fortbewegung ist folgende Ursache anzunehmen. Von der Vakuolenhaut geht lokal (am Hinterende) eine Wirkung auf das angrenzende Hyalom aus, welche dieses bzw. die in ihm befindliche Intertagmalsubstanz von der Haut abstößt, so daß es gegen das Hinterende des Tieres hin abströmt. Dadurch wird die Vakuole gegen rückwärts hin angesogen und zunächst spitz ausgezogen. Wenn nun zugleich die Beziehung zum Schlund sich löst, sinkt die Vakuole mit einiger Heftigkeit ins Plasma hinein und wird gegen rückwärts hin gerissen, selbst einen Schwanz von Körnchen etc. nach sich reißend. — Am schwierigsten zu erklären

ist die Entstehung sowohl der Nahrungs- wie der kontraktilen Vakuolen. Unbedingt ist die Bildungsursache im Hyalom, speziell in dem Tagmenmaterial, das die Vakuolenhaut liefert, zu suchen. Es kann sich nur um relativ heftige Abstoßung der einseitig angrenzenden Intertagmalsubstanz handeln. Die Tagmen der künftigen Nahrungsvakuolenhaut werden die Intertagmalsubstanz nach außen hin (außen von der Vakuole) abstoßen, dagegen die Tagmen der künftigen kontraktilen Vakuole gegen innen hin. Übrigens handelt es sich bei den kontraktilen Vakuolen nicht um die Intertagmalsubstanz, sondern um Wasser, dem höchstens sehr geringe Mengen ersterer beigemengt sein dürften.

§ 21. Die lebende Substanz.

Der große Vorzug der im letzten Paragraphen aufgestellten Theorie der Plasmaströmung und -bewegung gegenüber den in § 18 und § 19 diskutierten Oberflächenspannungs- und Quellungstheorien liegt darin, daß ich durchaus von beobachtbaren Vorgängen ausgehe, nicht bloß mikroskopisch unerweisliche Faktoren in Betracht ziehe. Ich vermag die Pseudopodienbildung der Difflugien aus dem Verhalten der sichtbaren Granulationen befriedigend zu erklären; dazu kommt aber noch, daß ich den Granulationen selbst kein anderes Wirkungsvermögen zuschreibe, als es notwendigerweise auch den Entosarkkörnern zugeschrieben werden muß. Die Eigenbewegung dieser letzteren, die auch von Bütschli anerkannt wird, ist nichts anderes als aktive Erzeugung einer bestimmt gerichteten Strömung im Hyaloplasma bzw. in dessen Arbeitssubstanz, welche das Korn passiv mit sich fortreißt. Das gleiche gilt aber auch für die Ektosarkgranulationen, die jedoch infolge gleichzeitiger Einwirkung auf benachbarte Granula ihre Lage wahren können, so daß zunächst nur die Intertagmalsubstanz (mit spärlicher Struktureinlage) vorströmt. Die Einflußnahme wiederum der Granula aufeinander kommt beredt in der Bildung von Brücken oder anders geformten Verbindungen zum Ausdruck, wie sie die Fällungsgerinnsel uns direkt zeigen. Man wird mir also wohl zugestehen müssen, daß ich bei der Aufstellung meiner Theorie vorsichtig vorgegangen bin und nur tatsächlich an den Zellen nachweisbare Erscheinungen verallgemeinert habe. All jenen, die ohne weiteres Erscheinungen, denen am anorganischen oder toten Materiale große oder ausschließliche Bedeutung hinsichtlich Form- und Kohäsionsänderungen zukommt, auf die Organismen anwenden, kann dagegen der Vorwurf nicht erspart bleiben, daß sie höchst willkürlich vorgehen und bestenfalls

äußerlichen Ähnlichkeiten Rechnung tragen, statt das wahre Wesen der Plasmavorgänge zunächst möglichst unbefangen und einwandfrei zu erforschen. Sie alle sind vom Dogma der mechanistischen Weltanschauung befangen, gemäß welchem an den Organismen sich nur Vorgänge wie an den Anorganismen abspielen sollen. Dieses Dogma wird durch meine mitgeteilten Beobachtungen vollkommen über den Haufen geworfen, denn die Befunde sind rein mechanistisch nicht genügend deutbar. Ich bin durch meine Arbeit mehr als je überzeugt worden, daß es eine spezifische lebende Substanz gibt, an der sich ein spezifisch vitales Geschehen äußert (siehe meinen Vitalismus 1903). Das soll im folgenden noch näher dargelegt werden.

Folgende Fragen türmen sich vor uns auf: Was ist eine lebende Substanz und welche Kräfte betätigen sich in ihr? Zunächst beschäftigen wir uns mit der ersteren Frage. Über sie ist in der letzten Zeit ein heftiger Streit entbrannt, der deutlich lehrt, daß die Frage, ob im Organismus besondere Kräfte wirken, durchaus nicht identisch ist mit der Frage, ob es eine lebende Substanz gibt. Ich werde mich hier nicht in Diskussion entgegenstehender Anschauungen einlassen, werde vielmehr nur meine eigenen entwickeln. Der Begriff der lebenden Substanz kann natürlich nur nach uns selbst gebildet werden. Wir sehen uns als eine wirkende Substanz, die bei ihrer Tätigkeit fortbesteht, nur eine Entwicklung durchmacht und schließlich stirbt, was beides aber für ihre spezifische Tätigkeit nicht in Betracht kommt. Wesentlich ist die Fortexistenz bei der Tätigkeit, in welcher Hinsicht sich die Organismen von den Anorganismen — beide als chemische Substanzen gedacht — unterscheiden. Wir wissen ja, daß das Leben durch chemischen Umsatz bedingt wird; während nun die anorganischen Substanzen, wenn sie chemisch zu anderen in Beziehung treten, ihre Eigenschaften total verändern, nämlich zerfallen und sich mit anderen zu neuen Körpern verbinden, bleibt der Organismus als solcher bestehen. Wir werden also von einer elementaren lebenden Substanz, unter welcher ja eben die Tagmen eventuell verstanden werden sollen, vor allem verlangen müssen, daß sie bei ihrer Tätigkeit fortbesteht. Das ist nun tatsächlich auch der Fall, wie ja im obigen ausführlich dargelegt ward.

Ein zweites Kriterium des Lebenden ist die Reizperzeption Da taucht sogleich die enorm schwierige Frage auf, was denn eigentlich das Reizgeschehen ist. Auch hierbei vermeide ich die Diskussion der Ansichten andrer, um um so ungestörter die meine entwickeln zu können. An andrer Stelle werde ich einmal das Verhältnis meines Standpunktes zu dem andrer eingehend behandeln. Reiz-

geschehen ist für mich nicht durch das Mißverhältnis zwischen Ursache und Wirkung charakterisiert — das ist ja nur ein negatives Charakteristikum —, sondern dadurch, daß hierbei Faktoren in Frage kommen, die beim anorganischen Geschehen keine Rolle spielen. Wir perzipieren nicht das an den Molekülen sich abspielende Geschehen, sondern eine Qualität, sei es nun Farbe, Ton, Druck, Wärme, Geruch oder Geschmack. In den anorganischen Substanzen erfolgt auch eine Perzeption eines beliebigen Geschehens, hier handelt es sich aber um Perzeption eines molekularen Vorgangs durch Moleküle, und, wenn wir das auch einen psychischen Vorgang nennen müssen — in der Welt ist ja alles psychisch —, so sind doch die perzipierten Qualitäten gänzlich unvergleichbar denen, die wir kennen. Ich beschränke den Ausdruck Reizgeschehen — und darin wird mir wohl jeder zustimmen — auf die Perzeption eines sinnlich-qualitativen Geschehens und die darauf erfolgende Reaktion. Von einem quantitativen Mißverhältnis zwischen Reiz und Reaktion ist zunächst gar nicht die Rede; das ergibt sich erst, wenn in das Reizgeschehen noch höhere, geistige Faktoren (Erfahrung, Allgemeinvorstellungen) eingreifen, die einem sehr geringfügigen Reiz außerordentliche Bedeutung verleihen und demnach auch die Reaktion zu einer äußerst ausgiebigen gestalten können.

Es unterliegt nun für mich keinem Zweifel, daß die Tagmen im hier vertretenen Sinne reizempfindlich sind. Daß eine Amöbe reizempfindlich ist, wissen wir; aber ebenso wie unsre Organe, z. B. Muskelfasern — auch ohne Vermittlung der Nerven — reizempfindlich sind, so wird es auch für die Teile der Amöbe gelten. Das im § 10 mitgeteilte Verhalten der Tagmen im Difflugienlobopodium auf Reiz hin erscheint mir als direkter Beweis. Ich bin überzeugt, daß wenn wir erst einmal in rationeller Weise das Verhalten der Plasmagranulationen studieren werden, d. h. uns nicht mehr bereits vor dem Studium einreden, diese Granulationen müßten tote Gebilde sein, sondern sie ganz unbefangen zu beurteilen suchen, daß dann die Reizempfindlichkeit als Grundeigenschaft aller Plasmastrukturen erkannt und somit deren Vitalität erwiesen werden wird.

Wüßten wir, daß Tagmen nur durch Teilung aus anderen Tagmen entstehen, so wäre die Beweiskette geschlossen und die vitale Natur der Tagmen unbezweifelbar. Vermehrung des Lebenden kennen wir nur durch Teilung, während anorganische Molekülaggregate stets durch Urzeugung entstehen. Für die Tagmen läßt sich Fortpflanzung nicht erweisen, immerhin aber wahrscheinlich machen. Man hat im Laufe der Zeit einsehen gelernt, daß nicht

nur ein ganzer komplizierter Organismus aus einem gleichen Organismus hervorgeht, sondern auch die Zellen nur aus Zellen, Kerne nur aus Kernen, Chromophoren nur aus Chromophoren, Plastiden (der Stärkekörner z. B.) nur aus Plastiden, Zentralkörner nur aus Zentralkörnern. Alle Plasmakörner dürften sich nur aus Plastiden herausdifferenzieren und die Plastiden ganz im allgemeinen aus anderen durch Teilung entstehen; diese Ansicht wird besonders von Wiesner vertreten. Die Tagmen sind aber wohl nichts anderes als ursprünglichste Plastiden; sind wir doch zu der Annahme direkt gezwungen, daß die bei *Hyalopus* auf Reiz, sonst allgemein im homogenen Hyaloplasma bei der Fixierung hervortretenden Granula nicht erst gänzlich neu entstehen, sondern nur Verklumpungen primär vorhandener Tagmen repräsentieren. Ich möchte auch darauf hinweisen, daß wir rein logisch eine Tagmenbildung durch Urzeugung (Auskristallisierung der Micellen, Nägeli) gar nicht für möglich halten können. Denn wesentlich für die lebende Substanz ist die Darstellung als einheitlicher Körper trotz komplizierter Struktur, wie sie auch dem elementarsten Lebewesen zukommt. Das Lebende ist eine Einheit, aufgebaut aus einer molekular-räumlichen Vielheit. Das heißt aber: es gehört einer ganz anderen Welt an als die Anorganismen, deren Einheit an den Molekülen haftet, die als Körper nichts als Haufen von Molekülen sind, zum mindesten keine Einheiten von Summen differenter Moleküle, was bereits für das einfachste Lebewesen gelten muß. Somit komme ich zum Schlusse, daß auch die Tagmen notwendigerweise nur aus Tagmen durch Teilung entstehen können, daß sie also in jeder Hinsicht sich als lebende Substanz erweisen.

Ich komme nun zur zweiten Frage: welche Kräfte wirken in den Tagmen? Handelt es sich um ein rein physikalisch-chemisches Geschehen oder um ein besonderes vitales, das seinesgleichen nicht in der anorganischen Welt hat? Meiner Ansicht nach fällt die Antwort leicht. Wenn das Tagma — als Lebewesen — sinnlich perzipiert, so kann die ihm in der Perzeption zufließende Energie keine der bekannten Energiearten sein, da deren Aufnahme mit molekularer Perzeption verbunden ist. Da ferner die vitale Energie beim physikalisch-chemischen Stoffumsatz frei wird, so wird sie auch in diesen letzteren eingreifen können, ja für ihn — im Organismus — direkt notwendig sein. Sie wäre etwa vergleichbar der Wärme, die beim chemischen Umsatz frei wird und auch Bedingung für das Zustandekommen vieler chemischer Vorgänge ist, ohne daß sie doch zum Wesen des Vorgangs selbst in Beziehung stünde. Vitale Energie

kann natürlich auch in anderer Hinsicht — am sinnlich-stofflichen Material — Verwendung finden, doch kommt das hier für uns nicht weiter in Betracht. Was nun die vitale Energie ihrem Wesen nach eigentlich ist, das läßt sich selbstverständlich zur Zeit nicht genau angeben, da uns bis jetzt weder die spezifische Art ihrer Äußerung, noch ihre Beziehung zu anderen Energien näher bekannt ist; das hindert aber nicht, als gewiß anzunehmen, daß sie existiert, und zwar als ein Faktor, der einst rechnerisch in Betracht gezogen werden wird und sich von den anderen Energiearten nicht prinzipiell unterscheidet. Wie im Vorwort gesagt wurde, stellt sich die vitale Energie am auffälligsten als Lenkung des chemischen Geschehens im Organismus dar, ohne daß in solcher Lenkung ihr Wesen erschöpfend ausgedrückt wäre. Von Driesch, Reinke u. a. wird der vitale Faktor nur als Lenkung gedeutet, damit aber seine quantitative Beziehung zu den anderen Energiearten ganz in Abrede gestellt und so sein eigentliches energetisches Wesen ganz verkannt.

Ich betone übrigens, daß ich mir das Geschehen in der anorganischen Welt durchaus nicht ausschließlich als ein molekulares vorstelle. Ein Kristall ist nicht bloß eine Molekülsumme, sondern zugleich eine morphologische Einheit, die höheren Gesetzen untersteht, und schließlich dürfte das gleiche für jeden beliebigen anderen toten Körper gelten. In gewissem Sinne lebt also auch das Tote, wenn wir alles Geschehen vermittelst sinnlich-qualitativer Perzeption als Leben bezeichnen, wozu wir vollauf berechtigt sind. Immerhin wissen wir über das Leben der anorganischen Körper noch viel weniger als über das Leben der Organismen und können es daher zur Zeit ruhig vernachlässigen. Eine vertiefte Erfassung des organischen Lebens, wie ich sie anbahnen möchte, wird auch dem anorganischen Leben gerecht zu werden versuchen und noch überraschende Tatsachen zur Genüge ans Tageslicht fördern. Vorbedingung ist aber, daß die beschränkte mechanistische Weltanschauung überwunden wird

Der hier von mir vorgetragene Vitalismus ist fast völlig genau derselbe, den ich in meinem 1903 erschienenen Buche: Vitalismus, vertreten habe. Nur vertiefter wurde das Problem erfaßt und schärfer abgegrenzt, die Prinzipien blieben in der Hauptsache dieselben. (Siehe auch das Vorwort.) Betreffs meiner Stellungnahme zu Driesch verweise ich auf den im Biologischen Zentralblatt in diesem Jahre (Bd. 24, Heft 11) erschienenen Artikel: Vitalismus. Ich werde übrigens wohl noch oft Gelegenheit haben, auf die vitale Frage zurückzukommen, und werde mich dann ausführlicher mit anderen Forschern auseinandersetzen.

Ich kehre nun wieder zum engeren Thema dieser Arbeit zurück. Die Tagmen sind, wie ich nicht zweifle, lebende Teilchen, welche in den Energieumsatz, der in ihrer Umgebung statt hat, lenkend einzugreifen vermögen. Daß chemische Vorgänge bei der Lokomotion und Bewegung eine Rolle spielen, ist nachgewiesen. Wir wissen, daß beiderlei Geschehen von der Zufuhr von Sauerstoff (Kühne), wenigstens bei den aëroben Organismen, abhängen. Ohne Sauerstoff keine Strömung und Bewegung. Notwendig ist weiterhin die Zufuhr von Nahrungsstoffen, die durch den Sauerstoff verbrannt werden. Bei der Verbrennung, auf deren Ursache und Art und Weise hier nicht einzugehen ist, wird latente Energie entbunden; die frei gewordene Energie nun untersteht dem Einflusse der Tagmen, welche sie zur Abänderung der Kohäsion im Plasma, zur Erzeugung von Strömungen verwenden. Wie das im einzelnen geschieht, darüber kann zur Zeit nichts Näheres ausgesagt werden. Doch bin ich überzeugt, daß wir auch in dieser Hinsicht weiterkommen werden, wenn nur erst das Geschehen als solches genauer analysiert sein wird. Diese Arbeit repräsentiert ja nur einen ersten Schritt auf dem ganz neuen Gebiete.

Nachtrag.

Das letzte Heft des Archivs f. Protistenkunde (Bd. 6, Heft 1) brachte eine Arbeit von H. Schubotz über *Amoeba blattae*, in der im Sark der Amöbe neben den Bakterienfäden (siehe diese Arbeit pag. 24) noch echte, vorübergehend auftretende Plasmafäden unterschieden werden. Diese letzteren sollen den von Bütschli seinerzeit beschriebenen entsprechen, nicht die ersteren. Dem muß ich entschieden widersprechen. Die Bütschlischen Angaben beziehen sich ganz offenkundig auf die Bakterienfäden, wie die Beschreibung unzweideutig lehrt. Gibt es bei *A. blattae* noch Plasmafäden, von denen ich aber keine Spur wahrnahm, so sind sie seinerzeit von Bütschli übersehen worden.

Literaturverzeichnis.

Literatur zum 1. Abschnitt: Linodromen.

1878. Brandt K., Über die Achsenfäden der Heliozoen und die Bewegungen von Actinosphärium; in Sitz.-Ber. Gesellsch. naturforsch. Freunde Berlin.

1880—1882. Bütschli O., Sarkodina und Sporozoa. 1. Bd. der Protozoen in Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs.

1892. — Über die sogenannten Zentralkörper der Zelle und ihre Bedeutung; in Verh. Nat. Med. Ver. Heidelberg (2), Bd. IV.

1892. Bütschli O., Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Versuche und Beobachtungen zur Lösung der Frage nach den physikalischen Bedingungen der Lebenserscheinungen. Leipzig. 234 S.
1881. Engelmann T. W., Über den faserigen Bau der kontraktilen Substanzen etc.; in Arch. Phys. Pflüger, Bd. XXV.
1869. Grenacher H., Über Actinophrys sol. Verh. phys.-med. Ges. Würzburg, N. F., Bd. I.
1869. — Bemerkungen über Acanthocystis viridis Ehrbg. sp.; in Zeitschr. wiss. Z., Bd. XIX.
1862. Haeckel E., Die Radiolarien. Berlin.
1887. — Die Radiolarien (Rhizopoda radiaria). Teil II: Grundriß einer allgemeinen Naturgeschichte der Radiolarien. Berlin.
1877. Hertwig R., Studien über Rhizopoden; in Jen. Zeit. Naturw., Bd. XI. (Über Sticholonche u. a.)
1879. — Der Organismus der Radiolarien; in Jen. Denkschr., Bd. II.
1902. Jensen P., Die Protoplasmabewegung; in Ergebn. Physiol., I. Jahrg., Abteil. II: Biophysik und Psychophysik.
1896. Lankester, Chlamydomyxa montana, n. sp., one of the Protozoa Gymnomyxa; in Quart. Journ. Micr. Sc. (N. S.), Vol. XXXIX.
1897. Penard E., Sur un Heliozoaire nageur, Myriophrys paradoxa n. g. n. sp.; in Bibl. univers. Arch. Sc. phys. et nat., Année 102 (4), T. IV.
1904. — Étude sur la Chlamydomyxa montana; in Arch. Protistenkunde, Bd. IV.
1894. Rhumbler L., Beiträge zur Kenntnis der Rhizopoden. II. Saccammina sphaerica M. Sars; in Zeit. wiss. Z., Bd. LVII.
1893. Sassaki C., Untersuchungen über Gymnosphaera albida, eine neue marine Heliozoe; in Jen. Zeit. Naturwiss., Bd. XXVIII.
1893. Schaudinn F., Myxotheca arenilega n. g. n. sp.; in Zeit. wiss. Z., Bd. LVII.
1894. — Über die systematische Stellung und Fortpflanzung von Hyalopus n. g. (Gromia Dujardini Schultze); in Sitz.-Ber. naturforsch. Freunde Berlin.
1894. — Camptonema nutans n. g. n. sp.; in Sitz.-Ber. kgl. preuß. Akad. Wiss. Berlin.
1895. — Untersuchungen an Foraminiferen. I. Calcituba polymorpha Roboz; in Zeit. wiss. Z., Bd. LIX.
1896. — Über das Zentralkorn der Heliozoen. Ein Beitrag zur Zentrosomenfrage; in Verh. D. Z. Gesellsch. (Bonn).
1902. Schneider K. C., Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Jena.
1854. Schultze M., Über den Organismus der Polythalamien, nebst Bemerkungen über die Rhizopoden im allgemeinen. Leipzig.
1863. — Das Protoplasma der Rhizopoden und der Pflanzenzellen. Leipzig.
1874. Schulze F. E., Rhizopodenstudien. I. Arch. mikr. Anat., Bd. X.
1874. — Rhizopodenstudien. II. Arch. mikr. Anat., Bd. X.
1892. Verworn M., Die Bewegung der lebendigen Substanz etc. Jena.
1896. — Der körnige Zerfall. Ein Beitrag zur Physiologie des Todes; in Arch. Phys. Pflüger, Bd. LXIII.
1896. — Untersuchungen über die polare Erregung der lebendigen Substanz durch den konstanten Strom. III. Mitt. in Arch. Phys. Pflüger, Bd. LXII.

Literatur zum 2. Abschnitt: Hyalodromen.

1869—1872. Archer W., On some freshwater Rhizopoda, new or little-known. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. IX—XII.

1886. Berthold G., Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig.
1894. Blochmann F., Kleinere Mitteilungen über Protozoen; in Biol. Zentralbl., Bd. XIV.
1878. Bütschli O., Beiträge zur Kenntnis der Flagellaten und einiger verwandten Organismen; in Zeit. wiss. Z., Bd. XXX.
1880—1882. — Sarcodina. Bronns Klassen und Ordnungen. Bd. I: Protozoa. Abt. I. Leipzig und Heidelberg.
1892. — Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig.
1891. Greeff R., Über den Organismus der Amöben; in Biolog. Zentralbl., Bd. XI, Nr. 19.
1891. — Über die Erdamöben; in Sitz.-Ber. Ges. Naturw. Marburg, Bd. XI.
1892. Grobben K., Zur Kenntnis des Stammbaums und des Systems der Crustaceen; in Sitz.-Ber. k. Akad. Wien, Bd. CI.
1904. — Lehrbuch der Zoologie von Claus; neu herausgegeben. Marburg.
1882. Gruber A., Beiträge zur Kenntnis der Amöben; in Zeit. wiss. Z., Bd. XXXVI.
1883. — Untersuchungen über einige Protozoen; in Zeit. wiss. Z., Bd. XXXVIII.
1885. — Studien über Amöben; in Zeit. wiss. Z., Bd. XLI.
1874. Hertwig R. und Lesser E., Über Rhizopoden und denselben nahestehende Organismen. Arch. mikr. Anat., Bd. X, Suppl.
1889. Hofer B., Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß des Kerns auf das Protoplasma; in Jen. Zeit. Naturw., Bd. XXIV.
1905. Jennings H. S., The Movements and Reactions of Amoeba; in Biol. Zentralbl., Bd. XXV.
1902. Jensen P., Die Protoplasmabewegung; in Ergebn. Physiol. I. Jahrg., Abt. II: Biophysik und Psychophysik.
1879—1880. Korotneff A., Études sur les Rhizopodes; in Arch. Z. expér., V. VIII.
1858—1859. Lachmann (Claparède u. Lachmann), Études sur les Infusoires et les Rhizopodes. Genève.
1895. Lauterborn R., Protozoenstudien. II. Paulinella chromatophora n. g. n. sp. etc.; in Zeit. wiss. Z., Bd. LIX.
1874. Leidy J., Notice of a Remarkable Amoeba; in Proceedings Acad. nat. sc. Philadelphia, S. 142.
1879. — Freshwater Rhizopods of North America. U. St. Geolog. Survey of the Territories. Vol. XII.
1854. Lieberkühn, Über Psorospermien; in Arch. Anat. Phys.
1879. Mereschkowsky K., Studien über Protozoen des nördlichen Rußlands; in Arch. mikr. Anat., Vol. XVI.
1902. Penard E., Faune rhizopodique du bassin du Léman. Genève.
1904. — Quelques nouveaux Rhizopodes d'eau douce; in Arch. Protistenk., Vol. III, H. 3.
1900. Prowazek S., Protozoenstudien. II; in Arb. z. Instit. Wien, Bd. XII. (Angabe über Amoeba terricola auf S. 16.)
1896. Rhumbler L., Beiträge zur Kenntnis der Rhizopoden. III, IV und V; in Zeit. wiss. Z., Vol. LXI.
1898. — Physikalische Analyse von Lebenserscheinungen der Zelle. I. Bewegung, Nahrungsaufnahme, Defäkation, Vakuolenpulsation und Gehäusebau bei lobosen Rhizopoden; in Arch. Entwicklungsmech., Bd. VII.
1894. Schaudinn F., Über Kernteilung mit nachfolgender Körperteilung bei Amoeba crystalligera; in Sitz.-Ber. kgl. preuß. Ak. Wiss. Berlin.
1895. — Über die Teilung der Amoeba binucleata Gruber; in Sitz.-Ber. Ges. naturforsch. Freunde, Berlin.

1896. Schaudinn F., Über den Zeugungskreis von Paramoeba Eilhardi n. g. n. sp.; in Sitz.-Ber. kgl. preuß. Ak. Wiss. Berlin.
1875. Schulze F. E., Rhizopodenstudien. III; in Arch. mikr. Anat., Bd. XI.
1875. — Rhizopodenstudien. IV; in Arch. mikr. Anat., Bd. XI.
1875. — Rhizopodenstudien. V; in Arch. mikr. Anat., Bd. XI.
1859. Stein, Über Süßwasserrhizopoden; in Abhandl. k. böhm. Ges. Wiss. (5), Bd. X (1857—1859). Sektionsbericht S. 41.
1892. Verworn M., Die Bewegung der lebenden Substanz. Jena.
1863. Wallich G. C., On an undescribed Indigenous Form of Amoeba; in Ann. Mag. N. Hist. (3), Vol. 11.
1904. Zuelzer M., Beiträge zur Kenntnis von Difflugia urceolata (Carter) in Arch. Protistenkunde, Bd. IV.

Literatur zum 3. Abschnitt.

A. Infusorien.

1903. Bezzenberger E., Über Infusorien aus asiatischen Meeren; in Arch. Protistenk., Bd. III.
1881. Brandt K., Färbung lebender einzelliger Organismen; in Biol. Zentralbl., Bd. I.
1886. Brauer A., Bursaria truncatella unter Berücksichtigung anderer Heterotrichen und der Vorticellinen; in Jen. Zeit. Naturw., Bd. XIX.
1887—1889. Bütschli O., Infusoria. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. I, Abt. III. Leipzig und Heidelberg.
1892. — Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig.
1858—1861. Claparède E. et Lachmann J., Études sur les Infusoires et les Rhizopodes. Mém. Inst. Genevois, T. V, 1858; T. VI, 1859; T. VII, 1861. Auch separat. Genève.
1838. Dujardin F., Mémoire sur l'organisation des Infusoires; in Ann. Sc. nat., Vol. X.
1841. — Histoire naturelle des Zoophytes. Paris.
1878. Engelmann T. W., Zur Physiologie der kontraktilen Vakuolen der Infusionstiere; in Z. Anzeiger, Bd. I.
1880. — Zur Anatomie und Physiologie der Flimmerzellen; in Arch. gesamt. Phys. Pflüger, Bd. XXIII.
1888. Fabre-Domerque M., Recherches anatomiques et physiologiques sur les Infusoires ciliés; in Ann. Sc. Nat. (7. S.), T. V.
1904. Greeley A. W., Experiments on the Physical Structure of the Protoplasm of Paramaecium etc.; in Biol. Bull., Vol. VII, Nr. 1.
1894. Greenwood, On the constitution and mode of formation of „food vacuoles" in Infusoria etc.; in Philos. Transact. Roy. Soc. London, Vol. CLXXXV.
1894. Greenwood M. and Saunders E. R., On the Rôle of Acid in Protozoan Digestion; in Journ. Phys. Cambridge, Vol. XVI.
1904. Jennings H. S., A Method of Demonstrating the External Discharge of the Contractile Vacuole; in Z.-Anz., Vol. XXVII, S. 656—658.
1902. Kölsch K., Untersuchungen über die Zerfließungserscheinungen der ciliaten Infusorien etc.; in Z. Jahrb., Abt. Anat., Bd. XVI.
1876. Maggi L., La mielina nella diffluenza degli Infusori; in Rendic. Ist. Lomb. Sc. Lett. (2), Vol. IX, p. 508—514.
1903. Maier H. N., Über den feineren Bau der Wimperapparate der Infusorien; in Arch. Protistenkunde, Bd. II.

1883. Maupas E., Contributions à l'étude morphologique et anatomique des Infusoires ciliés; in Arch. Z. expér. (2), T. I.
1866. Neubauer C., Über Myelinformen; in Arch. path. Anat. Phys., Bd. XXXVI.
1902. Penard E., Faune rhizopodique du bassin du Léman. Genf.
1904. Pfeffer W., Pflanzenphysiologie. Bd. II: Kraftwechsel. Leipzig.
1897. Prowazek S., Amöbenstudien; in Biol. Zentralbl., Vol. XVII.
1898. — Vitalfärbung mit Neutralrot an Protozoen; in Zeit. wiss. Z., Bd. LXIII.
1899. — Protozoenstudien; in Arbeit. z. Inst. Wien, Bd. XI. (Handelt über Bursaria und Stylonychia.)
1902. — Protozoenstudien. 3. Euplotes harpa; in Arb. z. Inst. Wien, Bd. XIV.
1894. Quincke G., Über freiwillige Bildung von hohlen Blasen, Schäumen und Myelinformen durch ölsaure Alkalien etc.; in Ann. Phys. Chem., Bd. LIII.
1898. Rhumbler L., Physikalische Analyse von Lebenserscheinungen der Zelle. I; in Arch. Entwicklungsmech., Bd. VII.
Schmidt O., Handbuch der vergleichenden Anatomie.
1891. Schneider K. C., Untersuchungen über die Zelle; in Arbeiten zool. Institut. Wien, Bd. IX.
1887. Schuberg A., Über den Bau der Bursaria truncatella; mit besonderer Berücksichtigung der protoplasmatischen Strukturen; in Morph. Jahrbuch, Bd. XII.
1891. — Zur Kenntnis des Stentor coeruleus; in Zool. Jahrb., Abt. Morph., Bd. IV.
1866. Schwalbe G., Über die kontraktilen Behälter der Infusorien; in Arch. mikr. Anat., Bd. II.
1867. Stein F., Der Organismus der Infusionstierchen etc. II. Abt. Leipzig.
1896. Verworn M., Der körnige Zerfall; in Arch. ges. Phys. Pflüger, Bd. LXIII.
1885. Vries H. de, Plasmolytische Studien über die Wand der Vakuolen; in Jahrb. wiss. Bot. Pringsheim, Bd. XVI.
1902. Wallengren H., Inanitionserscheinungen der Zelle. Untersuchungen an Protozoen; in Zeit. allg. Phys., Bd. I.
1869. Wrzesniowski A., Ein Beitrag zur Anatomie der Infusorien; in Arch. mikr. Anat., Bd. V.
1877. Zeller E., Untersuchungen über die Fortpflanzung und Entwicklung der in unsern Batrachiern schmarotzenden Opalinen; in Zeit. wiss. Z., Bd. XXIX.

B. Gregarinen.

1872. Beneden E. van, Note sur la Structure des Grégarines; in Bull. Acad. Roy. Belgique (2), Bd. XXXIII.
1880—1882. Bütschli O., Sarkodina und Sporozoa. I. Abt. des I. Bds. der Protozoen; in Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs.
1902. Crawley H., The Progressiv Movement of Gregarines; in Proceed. Acad. Nat. Sc. Philadelphia, Vol. LIV.
1901. Cuénot L., Recherches sur l'évolution et la conjugaison des Grégarines; in Arch. Biol., Bd. XVII.
1845. Henle J., Über die Gattung Gregarina; in Arch. Anat. Phys., S. 369.
1848. Kölliker A., Beiträge zur Kenntnis niederer Tiere. I. Über die Gattung Gregarina; in Zeit. wiss. Z., Bd. I.
1855. Lieberkühn N., Evolution des Grégarines; in Mém. Acad. Belgique, Bd. XXVI.
1865. — Beitrag zur Kenntnis der Gregarinen; in Arch. Anat. Phys., S. 508—511.
1904. Lühe M., Bau und Entwicklung der Gregarinen. I. Teil; in Arch. Protistenkunde, Bd. IV.

1885. Ruschhaupt G., Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der monocystiden Gregarinen aus dem Testiculus des Lumbricus agricola; in Jen. Zeit. Naturwissensch., Bd. XVIII.
1894. Schewiakoff W., Über die Ursache der fortschreitenden Bewegung der Gregarinen; in Zeit. wiss. Z., Bd. LVIII.
1854. Schmidt A., Beitrag zur Kenntnis der Gregarinen und deren Entwicklung; in Abhandl. Senckenberg. naturforsch. Ges., Bd. I.
1848. Stein F., Über die Natur der Gregarinen; in Arch. Anat. Phys., S. 182—223.

C. Metaphyten.

1862. Brücke, Die Elementarorganismen; in Sitz.-Ber. math.-naturw. Klasse Akad. Wiss., Bd. XLIV, Abt. II.
1892. Bütschli O., Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig.
1896. Crato E., Beiträge zur Anatomie und Physiologie des Elementarorganismus; in Beitr. Biol. Pflanzen Cohn, Bd. VII.
1898. Heidenhain M., Einiges über die sogenannten Protoplasmaströmungen; in Sitz.-Ber. physik.-med. Gesellschaft Würzburg, Jahrg. 1897.
1863. Heidenhain R.; in Studien aus dem physiol. Inst. Breslau, Heft 2.
1867. Hofmeister W., Die Lehre von der Pflanzenzelle. Leipzig.
1854. Pringsheim, Untersuchungen über den Bau und die Bildung der Pflanzenzelle. Berlin.
1863. Schultze M., Das Protoplasma der Rhizopoden und der Pflanzenzellen. Leipzig.

Literatur zum 4. Abschnitt: Theorie des Hyaloplasmas.

1894. Blochmann F., Kleinere Mitteilungen über Protozoen; in Biol. Zentralb., Bd. XIV.
1889. Bütschli O., Über die Struktur des Protoplasmas; in Verh. nat.-med. Ver. Heidelberg (2), Bd. IV.
1890. — Weitere Mitteilungen über die Struktur des Protoplasmas; in Biol. Zentralblatt, Bd. X.
1891. — Über die Struktur des Protoplasmas; in Verh. d. z. Ges., 1. Vers.
1892. — Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig.
1899. Driesch H., Die Lokalisation morphogenetischer Vorgänge; in Arch. Entwicklungsmech., Bd. VIII.
1902. — Neue Antworten und neue Fragen der Entwicklungsphysiologie; in Ergebn. Anat. Entwicklungsgesch., Bd. XI.
1903. — Die Seele als elementarer Naturfaktor. Leipzig.
1904. — Naturbegriffe und Natururteile. Leipzig.
1879. Engelmann T. W., Flimmer- und Protoplasmabewegung; in Hermanns Handbuch Phys., Bd. I.
1867. Hofmeister W., Die Lehre von der Pflanzenzelle. Leipzig.
1864. Kühne W., Untersuchungen über das Protoplasma und die Kontraktilität. Leipzig.
1864. — Über die Bedeutung des Sauerstoffes für die vitale Bewegung; in Zeit. Biol., N. F., Bd. XVIII.
1902. Jensen P., Die Protoplasmabewegung; in Ergebn. Physiol., I. Jahrg., Abt. II. Biophysik und Psychophysik.
1877. Nägeli C. und Schwendener, Das Mikroskop. 2. Aufl. 1877.
1903. Noll F., Beobachtungen und Betrachtungen über embryonale Substanz; in Biol. Zentralbl., Bd. XXIII.

1899. Overton E., Die osmotischen Eigenschaften der Zelle etc.; in Vierteljahrsschrift Naturforsch. Ges. Zürich, Bd. XLI.
1900. — Aufnahme von Anilinfarbstoffen; in Jahrb. wissensch. Bot. Pringsheim, Bd. XXXIV.
1901. — Studien über die Narkose. Jena.
1897. Pfeffer W., Pflanzenphysiologie. Bd. I: Stoffwechsel.
1877. — Osmotische Untersuchungen. Leipzig.
1888. Quincke G., Über periodische Ausbreitung an Flüssigkeitsoberflächen und dadurch hervorgerufene Bewegungserscheinungen; in Ann. Phys. Chem., Bd. XXXV. (Siehe auch Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Berlin 1888.)
1889. Quincke G., Über Protoplasmabewegung und verwandte Erscheinungen; in Tagebl. 62. Vers. d. Naturforscher u. Ärzte Heidelberg.
1894. — Über freiwillige Bildung von hohlen Blasen, Schäumen und Myelinformen durch ölsaure Alkalien und verwandte Erscheinungen, besonders des Protoplasmas; in Ann. Phys. Chem., Bd. LIII.
1902. — Die Oberflächenspannung an der Grenze wässeriger Kolloidlösungen in verschiedener Konzentration; in Ann. Physik. (4. F.), Bd. IX.
1901. Reinke H., Über die in den Organismen wirkenden Kräfte; in Biol. Zentralbl. Bd. XXI.
1901. Reinke J., Einleitung in die theoretische Biologie. Berlin.
1904. — Der Neovitalismus und die Finalität in der Biologie; in Biolog. Zentralbl., Bd. XXIV.
1898. Rhumbler L., Physikalische Analyse von Lebenserscheinungen der Zelle. I. Bewegung, Nahrungsaufnahme, Defäkation, Vakuolenpulsation und Gehäusebau bei lobosen Rhizopoden; in Arch. Entwicklungsmech., Bd. VII.
1899. — Physikalische Analyse und künstliche Nachahmung des Chemotropismus amöboider Zellen; in Physik. Zeit., Leipzig, 1. Jahrg., Nr. 3.
1899. — Allgemeine Zellmechanik; in Ergebn. Anat. Entwicklungsgeschichte, Bd. VIII, 1898.
1904. — Zellmechanik und Zellenleben. Leipzig.
1902. Schneider K. C., Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Jena.
1903. — Vitalismus. Elementare Lebensfunktionen. Wien und Leipzig.
1905. — Vitalismus; in Biol. Zentralbl., Bd. XXV.
1875. Schulze F. E., Rhizopodenstudien. IV; in Arch. mikr. Anat., Bd. XI.
1892. Verworn M., Die Bewegung der lebenden Substanz. Jena.
1901. — Allgemeine Physiologie. Jena.
1903. — Die Biogenhypothese. Jena.
1892. Wiesner J., Die Elementarstruktur und das Wachstum der lebenden Substanz. Wien.

Figurenverzeichnis.

Tafel I, Fig. 1—3.

Polystomella, Hyalopus, Thalassicolla.

Fig. 1. *Polystomella striata.* Filopodien, ohne Zeichenapparat bei $^1/_{12}$ h. I. und Komp.-Ok. 12. 1*f* mit Sublimat konserviert, die anderen lebend.

Fig. 2. *Hyalopus Dujardini.* 2*a*—*c* Pseudopodien lebend, bei beginnender Kontraktion, ohne Zeichenapparat. 2*d*—*f* Schnitte, *d*—*e* durch Pseudopodien, *f* vom Mundfächer. Mit Zeichenapparat bei $^1/_{12}$ h. I. und Ok. 4.

Fig. 3. *Thalassicolla nucleata*. Schnitte, mit Zeichenapparat bei $^1/_{12}$, 4. 3*a* Filopodium, 3*b* Gallerthülle mit Pseudopodien, 3*c* Pseudopodienmutterboden.

Tafel II, Fig. 6—11.

Amöben und Difflugien.

Fig. 6. *Amoeba blattarum*. Ohne Zeichenapparat, nach Leben.
Fig. 7. *Mastigamoeba aspera*. Ohne Zeichenapparat, nach Leben.
Fig. 8. *Amoeba ranarum*. Ohne Zeichenapparat. *a—c* nach Leben, *d* mit Pikrinsäure konserviert.
Fig. 9. *Amoeba guttula*. Ohne Zeichenapparat, nach Leben.
Fig. 10. *Amoeba radiosa*. Ohne Zeichenapparat, nach Leben. *a—c* Süßwasserform, *d*, *e* marin.
Fig. 11. *Difflugia lobostoma*. Ohne Zeichenapparat, nach Leben.

Tafel III, Fig. 11—17.

Difflugien, Amöben, Infusorien.

Fig. 11*e*. *Difflugia lobostoma*. Ohne Zeichenapparat, nach Leben.
Fig. 12. *Difflugia acuminata*. Ohne Zeichenapparat, nach Leben. In *a* eine Vakuole an Mund gelegen.
Fig. 13. *Amoeba fluida*. Ohne Zeichenapparat. *a* nach Leben, *b* Sublimatkonservierung.
Fig. 14. *Opalina ranarum*. Mit Zeichenapparat, nach Schnitten. *a* bei Obj. 7, Ok. 4, *b—d* bei $^1/_{12}$ h. I. und Komp.-Ok. 12.
Fig. 15. *Nyctotherus cordiformis*. Mit Zeichenapparat, nach Schnitten, bei $^1/_{12}$, 4.
Fig. 16. *Balantidium entozoon*. Mit Zeichenapparat, nach Schnitten. *a* und *c* bei $^1/_{12}$, 2, *b* bei $^1/_{12}$, Komp.-Ok. 12.
Fig. 17. *Bursaria truncatella*. Mit Zeichenapparat, nach Schnitten. *a* und *b* bei $^1/_{12}$, 4, *c* bei $^1/_{12}$, K.-O. 12.

Tafel IV, Fig. 4, 5, 17—20.

Heliozoen, Infusorien, Monocystis und Cucurbita.

Fig. 4. *Actinosphaerium Eichhorni*. Mit Zeichenapparat, nach Schnitten. bei $^1/_{12}$, 4. *a*, *c* und *d* aus Ektosark, *b* Pseudopodium.
Fig. 5. *Actinophrys sol*. Ohne Zeichenapparat, nach Leben. *a* lokale Ansammlung des Hyaloms, *b* kontraktile Vakuole vor, *c* nach Pulsation.
Fig. 17*d*. *Bursaria truncatella*. Mit Zeichenapparat, nach Schnitt, bei $^1/_{12}$, 4. Stomosark.
Fig. 18. *Stentor*, *a* und *b* *St. coeruleus*, *c* *St. polymorphus*. Mit Zeichenapparat, nach Schnitten. *a* und *b* bei $^1/_{12}$, 4, *c* bei $^1/_{12}$, K.-O. 8. Bei *b* die Pellicula mit Pigment abgehoben vom Sark. In *a* und *c* Chromatophoren eingezeichnet.
Fig. 20. *Cucurbita pepo*. Teil einer Blütenhaarzelle. Mit Zeichenapparat, nach dem Leben entworfen, genauere Ausführung nach Skizzen. Sehr starke Vergrößerung. Gezeichnet von Herrn KASPER (Universitätszeichner).

Druck von Gottlieb Gistel & Cie., Wien, III., Münzgasse 6.

Das Blutgefäßsystem des jungen Ammocoetes.

Von

Prof. Carl I. Cori.

(Mit 3 Tafeln und 2 Textfiguren.)

I. Einleitung.

Die vorliegende Bearbeitung des Gefäßsystems des jungen Querders wurde besonders mit Rücksichtnahme auf drei Fragen in Angriff genommen. Zunächst sollte untersucht werden, ob sich etwa aus der Gefäßverteilung der Kiemenregion Anhaltspunkte ergeben, aus welchen man auf einstmal bestandene prämandibulare Kiemenbogen schließen kann. Eine weitere Frage war dahingestellt, ob der Ammocoetes zur Kenntnis der Phylogenese des Gefäßsystems der Wirbeltiere herangezogen werden kann, und endlich, ob sich aus der Beschaffenheit des Gefäßsystems des genannten Tieres Schlüsse hinsichtlich der Stellung der Cyclostomen im System der Vertebraten ziehen lassen. Die nochmalige Bearbeitung und im Zusammenhang gegebene Darstellung des Blutgefäßsystems vom Ammocoetes war übrigens auch deshalb geboten, da die Kenntnis desselben, trotzdem es schon mehrfache Untersuchungen erfahren hat, als eine immer noch lückenhafte bezeichnet werden muß.

Die Metamerie des Kopfes der Vertebraten hat seit jeher das größte Interesse erregt und es wurde diese Frage unter Berücksichtigung der Neuromeren des Gehirns, der peripheren Nerven, der Somiten und endlich der Branchiomeren von vielen Seiten eingehenden Untersuchungen unterzogen. Nachdem die Metamerie durch Wiederholung von Organkomplexen charakterisiert ist, erscheint es geboten, bei der Erörterung obiger Fragestellung kein Organ von der Betrachtung auszuschließen. In keiner der bisherigen Bearbeitungen über die segmentale Zusammensetzung des Kopfes vom Ammocoetes sehen wir aber das Blutgefäßsystem, das auch einen Bestandteil der segmentalen Organgruppen darstellt, in entsprechen-

der Weise in die Betrachtung einbezogen. Es soll daher ferner auch noch die Frage aufgeworfen werden, ob wir berechtigt sind, am Kopfe des Querders von einer Vasomerie sprechen zu dürfen und ob diese in Koordination mit den übrigen Komponenten des Kopfes steht.

Die Gelegenheit zur Vornahme dieser Bearbeitung ergab sich dadurch, daß im Monat April des Jahres 1893 in der Moldau bei Prag zahlreiche ausgewachsene Flußneunaugen auftraten, deren häufiges Erscheinen von den Fischern mit dem in diesem Frühjahre ungewöhnlich niedrigen Wasserstande der Moldau in Zusammenhang gebracht wurde. Möglicherweise war aber lediglich durch dieses Moment nur das Fangen dieser Tiere gegen andere Jahre mit hohem Wasserstand des Flusses erleichtert. Manche Momente sprechen allerdings dafür, daß *Petromyzon fluviatilis* periodenweise in größeren Mengen auftritt, so daß also petromyzonreiche und petromyzonarme Jahre abwechseln. Bei dem Erwerb dieser Tiere ist man übrigens ganz von der Gefälligkeit der lokalen Fischer abhängig, und im ganzen findet man wenig Unterstützung und Interesse bei ihnen.

Die Flußneunaugen wurden innerhalb des Weichbildes der Stadt auf der Hetzinsel, wo der Lachsfang gepflegt wird, in einem seichten Arme, welchen die Moldau bei der genannten Insel bildet, gefangen. Die Erbeutung geschah entweder mit Hilfe eines an einer Stange befestigten Netzes, eines sogenannten Hamens, von einer Brücke aus, welche über den Moldauarm führt, oder meist in der Weise, daß eine Person von jener Brücke aus einem im Wasser watenden Fischer den Ort bezeichnete, wo sich ein Neunauge an einem Stein festgesaugt hatte. Bei genügend scharfem und geübtem Auge und bei einigermaßen klarem Wasser war dies nicht schwer möglich. Die fangende Person näherte sich dann stromaufwärts gehend dem Tiere und ergriff es mit der in ein Tuch gehüllten Hand. So gelang es, in verhältnismäßig kurzer Zeit einer größeren Anzahl dieser Tiere habhaft zu werden. Von dem Standpunkte auf der Brücke aus konnte man dabei auch sehr deutlich das Stromaufwärtsziehen des Neunauges beobachten.

Unter den erbeuteten Objekten befand sich aber nur ein einziges trächtiges Weibchen, dessen Eier am Fangplatz am 27. April, 6 Uhr abends nach der üblichen Methode mit dem Sperma eines ganz frischen gefangenen Männchens künstlich befruchtet wurden. Die Eier wurden dann in flache Porzellanschüsseln verteilt und mit mehrmals im Tage gewechseltem Wasser der Prager Nutzwasserleitung versehen. Die Entwicklung ging dabei in ganz normaler Weise vor sich.

Für die spätere Untersuchung an Schnitten wurden in den ersten 36 Stunden der Entwicklung jede Stunde eine Portion Eier konserviert, am zweiten Tage alle zwei Stunden und später zweimal im Tage, gewöhnlich 8 Uhr früh und 5 Uhr nachmittags, und schließlich vom 16. Tage nach der durchgeführten Befruchtung immer nur einmal im Tage eine Menge der Eier in Härtungsflüssigkeit eingelegt. Letztere bestand aus einem Chromosmiumessigsäuregemisch mit geringem (1‰) Osmiumgehalte. Außerdem wurde zum Konservieren noch ein Gemisch von $^1/_8$ der genannten Chromosmiumessigsäure mit $^7/_8$ konzentrierter wässeriger Sublimatlösung in Anwendung gebracht, welche Mischung die Vorzüge der durch die Chromosmiumessigsäure bewirkten guten histologischen Erhaltung und die den in Sublimat fixierten Geweben eigene leichte Färbbarkeit in sich vereinigte.

Leider gelang es nicht, die ausgeschlüpften Larven weiter aufzuziehen. Von den Stadien an, bei welchen bereits der Durchbruch der Kiemenspalten erfolgte, kam über die ganze Brut ein Sterben, so daß drei Wochen nach erfolgter Befruchtung die letzten Exemplare der jungen Ammocoetes, die die Länge von 7 *mm* erreicht hatten, vernichtet waren.

Die Untersuchung zur vorliegenden Arbeit ist zum größten Teil direkt am lebenden Objekte gemacht worden. Da die frühen Larvenstadien infolge des Reichtums an Dotterplättchen in allen Geweben sehr wenig durchsichtig sind, so konnten erst jene Stadien bald nach Durchbruch der Kiemenspalten zur Untersuchung herangezogen werden. Um die zarten Tiere in einer möglichst ungezwungenen Lage beobachten zu können, wurden sie auf Objektträger mit ausgeschliffener Linse gebracht. Es wurde nun mit Hilfe der Camera lucida von Abbe eine Skizze der Organisation entworfen, worauf dann in sorgfältig ausgeführte Kopien dieser Skizzen die Blutgefäße je nach der Qualität mit einem Rot- oder Blaustift eingetragen werden konnten. Die Blutstromrichtung war durch Pfeile ersichtlich gemacht.

Auf diese Weise entstanden die Figuren 1, 2, 3 und 4, welche einen ziemlich stationären Zustand der Gestalt und inneren Organisation des Ammocoetes von 5—7 *mm* Körperlänge darstellen. Nach Quer- und Frontalschnittserien wurden lediglich einige Ergänzungen in bezug auf die Ganglien des Vagus, des Facialis und Glossopharyngeus in die angeführten Figuren eingezeichnet, da die Form dieser Ganglien am lebenden Objekt nicht genug deutlich erkennbar war.

Zur Kontrolle der durch die direkte Beobachtung am lebenden Objekt gewonnenen Resultate und zur Darstellung der topographischen Verhältnisse wurden ferner Quer-, Frontal- und Längsschnittserien studiert. Dabei zeigte es sich aber, wie schwer es sein würde, auf diesem Wege eine genaue Darstellung des Gefäßsystems zu liefern. Die oft zarten und ungemein dünnwandigen Gefäße sind häufig auf den Schnitten gar nicht sichtbar, ferner fällt bei dieser Untersuchungsmethode das wichtige Kriterium durch die unmittelbare Beobachtung der Blutstromrichtung hinweg. Besonders schwierig gestalten sich aber die Verhältnisse an solchen Stellen, an welchen mehrere Blutgefäße verschiedener Kategorie sich überkreuzen. Die Untersuchung des lebenden Objektes wurde aber durch verschiedene Umstände nicht wenig erschwert, insbesondere durch die lebhaften Bewegungen, welche die Larven von Zeit zu Zeit ausführen. Um die daraus resultierenden Störungen bei der Beobachtung hintanzuhalten, erwies sich als ein gutes Mittel, die Tiere mit stark verdünntem Methylalkohol oder Schwefelätherdämpfen zu betäuben. Mit noch besserem Erfolge wurde bei dem Studium der Larven von Petromyzon Planeri im Frühjahr 1901 Kelen (Äthylchlorid) angewandt. Da der Ammocoetes ähnlich wie der Amphioxus immer auf der Seite liegt und sich nur schwer und zufällig in einer symmetrischen Lage erhält, so war mit besonderer Schwierigkeit die Untersuchung der Dorsal- und Ventralansicht verbunden. Einigermaßen war diesem Hindernis dadurch zu begegnen, daß man die Larven auf zwei feine Drähte mit V förmiger Ausbiegung legte und so in symmetrischer Lage fixierte.

Während ferner bei jüngeren Entwicklungsstadien die zahlreichen Dotterplättchen, welche die Gewebe erfüllen, die Beobachtung der ersten auftretenden Gefäße beinahe unmöglich machen, erwächst nach Verschwinden des Dotters in dem später gerade entlang der Gefäße auftretenden Pigmente eine neue Schwierigkeit für die Feststellung der Blutstromrichtung und die Auseinanderhaltung von nebeneinander verlaufenden oder sich kreuzenden Gefäßen.

Nicht unwesentlich wurde die Untersuchung, soweit sie das lebende Objekt betraf, durch die Anwendung des Apochromatsystems von Zeiss mit 16 *mm* Fokalabstand in Verbindung mit den Kompensationsokularen 4, 8, 12 und 18 unterstützt und erleichtert. Bei relativ starker Vergrößerung war es auf diese Weise möglich, die Larven auf dem ausgeschliffenen Objektträger ohne Deckglas, also ohne Druck beobachten zu können.

Sehr wertvoll wäre es mir gewesen, zur Nachuntersuchung und Kontrolle einiger Gefäße noch einmal in den Besitz von lebendem Entwicklungsmateriale des *Petromyzon fluviatilis* zu kommen, leider gelang dies trotz vielfacher Bemühungen nicht. In dieser Hinsicht bin ich zu besonderem Danke Herrn Prof. Dr. A. Mrázek in Prag verpflichtet, welcher mir im Mai 1901 befruchtete Eier von *Petromyzon Planeri* aus der Umgebung von Přibram in Böhmen verschaffte. Leider hat sich das Material des kleinen Flußneunauges nicht als so günstig erwiesen. Der Mangel an lebendem Untersuchungsmaterial einerseits und die Übernahme eines Pflichtenkreises an der k. k. zoologischen Station in Triest seit dem Frühjahr 1898, der meine Zeit vollkommen absorbierte, haben es mit sich gebracht, daß sich die Veröffentlichung der vorliegenden Arbeit bis jetzt verzögert hat.

Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Hatschek, der mir die Anregung zur Vornahme dieser Untersuchung dieses interessanten Objektes gab, bin ich schon allein hierfür sehr dankbar, zu nicht minderem Danke hat er mich aber dadurch verpflichtet, daß er stets mit regstem Interesse dem Fortgang meiner Untersuchung folgte und dieselbe mit Rat und Tat förderte und unterstützte.

II. Literaturbericht.

In diesem Kapitel sollen alle jene Arbeiten in chronologischer Reihenfolge ihres Erscheinens kurz besprochen werden, welche das Blutgefäßsystem des Querders behandeln, um festzustellen, wie weit die Kenntnis auf diesem Gebiete gediehen ist. Die den Autornamen in Klammern nachgesetzten Zahlen beziehen sich auf das am Schlusse der Arbeit befindliche Literaturverzeichnis, welches nach alphabetischer Reihenfolge der Autorennamen zusammengestellt ist.

Der erste Bearbeiter der Anatomie des Ammocoetes war Rathke[1]) (85, 86). Die Angaben dieses Autors in bezug auf das Gefäßsystem beziehen sich auf die Hauptgefäße des Querders. Er entschuldigt die Unvollständigkeit seiner Kenntnis damit, daß es ihm wegen des geronnenen Zustandes des Blutes in den großen Gefäßen unmöglich war, die Gefäße auszuspritzen. Seiner Beschreibung der äußeren Gestalt des Herzens ist, trotzdem selbe in knappster Form gehalten ist, kaum etwas Korrigierendes oder Ergänzendes beizufügen. An dem Truncus arteriosus, welchen er Kiemenschlag-

---

[1]) Die Arbeit war leider nur in einem unvollständigen Exemplar, dem die Tafeln fehlten, erhältlich.

ader nennt (85, pag. 98), scheint er übersehen zu haben, daß dieser nicht als ein einfaches Gefäß bis zum vordersten Kiemenpaare verläuft, sondern von dem Hinterende der Thyreoidea an gegabelt ist. Seine Darstellung von der Gefäßverteilung in den Kiemen ist nicht ganz klar und ist unvollständig (pag. 98). Von dem arteriellen Gefäßsystem kannte er bloß den Hauptzug der Aorta (pag. 99). Ausführlicher dagegen ist die Beschreibung der Hohladern (d. s. Venae cardinales anteriores et posteriores), welche nach den Angaben Rathkes die Aorta wenigstens sechsmal an Weite übertreffen, und der unpaaren Fortsetzung derselben als Vena caudalis.

Aus dieser Beschreibung entnehmen wir, daß er auch den Zusammenhang der genannten Venen mit dem Herzen in den Hauptzügen richtig erfaßt hat. Wie der Autor selbst angibt, war es ihm nicht möglich, im Gefäßsystem des Darmes Arterien von Venen zu unterscheiden, daher auch nicht ihre Beziehungen zueinander festzustellen, immerhin sind wir aber imstande, nach seiner Beschreibung in den Gefäßen, welche er fand, aber nicht benannte, die Hauptgefäße des Darmtraktus zu erkennen. So entdeckte er in der Spiralfalte des Darmes (pag. 89) „einen mit Blut gefüllten Kanal", welcher nichts anderes ist, als die Arteria mesenterica; ferner beschreibt er ein großes Gefäß, welches in seinem größten Teil dem Darme nur anliegt und bis zur Leber zu verfolgen ist. Letzteres Gefäß ist ohne Zweifel die Vena subintestinalis. Endlich beschreibt Rathke hintereinander liegende Gefäße, welche sich vom hintersten Teile des Darmkanals nach oben und vorn erstrecken und sich zwischen Fettkörper und den Geschlechtsorganen verlieren.

Durch M. S. Schultze (103) wurde im Jahre 1856 das erstemal die Entwicklungsgeschichte des Ammocoetes bearbeitet und bei dieser Gelegenheit auch das Blutgefäßsystem des jungen Querders kurz beschrieben und abgebildet. Er beobachtete zunächst an eben ausgekrochenen und 1 bis 2 Tage alten Larven die Bildung des Herzens und das erste sichtbare Auftreten von Blutgefäßen, und zwar eine vom Herzen ausgehende Kiemenarterie, aus welcher 8 Kiemenbogengefäße entspringen. Aus der Vereinigung der Kiemengefäße geht die Aorta hervor. Ferner beschreibt er eine obere und eine untere Hohlvene. An elf Tage alten Larven stellt er den Verlauf der Gefäße im Darm und die Bildung eines Pfortaderkreislaufes fest. In seiner Beschreibung der Blutgefäße erwähnt er endlich noch eine in die vordere Hohlvene einmündende Gehirnvene, eine Drüsenvene, welche ventral von seiner Glandula Thymus (in Wirklichkeit der Thyreoidea) verläuft.

Dohrn (9, 12) hat in seinen Studien über die Urgeschichte des Wirbeltierkörpers auch das Gefäßsystem des Ammocoetes berücksichtigt.

Wenn daraus auch keine zusammenhängende Darstellung dieses Organsystems resultierte, so verdanken wir ihm doch zahlreiche und zum Teil grundlegende Angaben bezüglich der Gefäße dieses Tieres. Als ein großes Verdienst Dohrns muß es zunächst bezeichnet werden, daß er die richtige Auffassung der Natur der Kieme des Ammocoetes resp. der Cyclostomen im Vergleich zu der der übrigen Wirbeltiere anbahnte. Ferner hat der genannte Forscher die einzelnen branchialen Arterienbogen richtig bestimmt und dadurch einen Irrtum Julins korrigiert, welcher den Arterienbogen des ersten Kiemenbogens beim Ammocoetes mit der Spritzlocharterie der Selachier identifizierte. Dagegen ist die Angabe Dohrns unrichtig, nach welcher jener vorderste Gefäßbogen, von ihm Spritzlocharterie genannt, nach seinen Beobachtungen schon am 9. Tage nach dem Ausschlüpfen der Larven obliteriert; weiters bedarf seine Behauptung, daß die am Hyoidbogen verlaufende sog. Pseudobranchialrinne einen Rest einer Kiemenspalte repräsentiere, einer Korrektur. Dohrn hat zum erstenmal die Thyreoidealarterien richtig beschrieben und die diesbezüglichen Angaben Julins korrigiert.

Julin hat die Resultate seiner Untersuchungen über die Anatomie des Ammocoetes zunächst in mehreren vorläufigen Mitteilungen (50, 51, 52) und später in einer zusammenfassenden Arbeit (53) veröffentlicht. In der vorliegenden Publikation wird immer nur auf die letztere Bezug genommen werden, in welcher zum erstenmal das Gefäßsystem des Querders eine zusammenhängende Darstellung erfahren hat. Diese ist aber insoferne eine unvollständige, als die Gefäße des Velums, des Gehirns und die oberflächlichen Hautvenen in dieser Bearbeitung nicht erledigt wurden. Dies war wohl hauptsächlich durch den Umstand bedingt, daß Julin seine Untersuchungen ausschließlich an Schnittserien ausführte. Darauf dürften ferner auch jene Irrtümer zurückzuführen sein, von welchen bei der Besprechung der Arbeiten Dohrns bereits die Rede war.

Shipley (107) und Owsjannikow (81) haben beide bei der Bearbeitung der Entwicklungsgeschichte die Entstehung des Herzens verfolgt. Da die diesbezüglichen Angaben des genannten Forschers nicht in unmittelbarem Zusammenhange mit unserem Thema stehen, welches das bereits entwickelte Gefäßsystem behandelt, so möge an dieser Stelle nur in aller Kürze auf den differenten Standpunkt,

welchen GOETTE (23) in dieser Frage gegenüber SHIPLEY und OWSJANNIKOW einnimmt, hingewiesen werden.

Während letztere Forscher das ganze Herz allein aus dem Visceralblatt entstehen lassen, hat ersterer gefunden, daß das in Rede stehende Organ insofern aus einer doppelten Anlage hervorgeht, als das Endokard eine Bildung des Darmblattes ist, während das Perikard seine Herkunft vom Visceralblatt ableitet.

SHIPLEY hat ferner ganz kurz die Bildung des Truncus arteriosus, welchen er als Ventralaorta bezeichnet, dann die Entstehung der Kiemengefäßbögen beschrieben, ferner erwähnt er ein Paar Karotiden in der Oberlippe. Von der Vorniere gibt er an, daß sie in das Lumen der vorderen Kardinalvene eingebettet ist. Auf die irrtümliche Auffassung der Natur der Darmgefäße hat GOETTE in seiner Bearbeitung der Entwicklungsgeschichte des Petromyzon aufmerksam gemacht.

Sehr wertvolle Aufschlüsse besonders über manche Punkte, welche das Gefäßsystem des Ammocoetes betreffen, verdanken wir der Bearbeitung der Entwicklungsgeschichte des Flußneunauges durch GOETTE (23). Bezüglich des Gefäßverlaufes in der Kopfniere hat GOETTE zuerst darauf hingewiesen, daß die Nierenkanälchen von der Stammvene umspült werden. In ausführlicher Weise finden wir die Entstehung des Herzens und des Truncus arteriosus und der Aorta dargestellt. Besonders wichtige Angaben betreffen die Entstehung und Ausbildung der Darm- und Lebergefäße, der Stammvenen, sowie des Ductus Cuvieri. Ferner wird eine bisher nicht bekannte Vene, nämlich die Vena jugularis impar beschrieben. Die Bearbeiter der Anatomie des Ammocoetes vor GOETTE hatten die Darmgefäße falsch gedeutet. Erst letzterer erklärte die merkwürdige Darmdrehung und die damit verbundene Verlagerung der Gefäße.

Neuerdings hat GOETTE (25) in seiner Arbeit über die Kiemen der Fische auch jene des Ammocoetes berücksichtigt und bei dieser Gelegenheit einige diesbezügliche irrtümliche Auffassungen DOHRNS richtiggestellt. Dies betrifft die von dem letztgenannten Autor vertretene Ansicht, daß die Schilddrüse des Ammocoetes aus einem umgebildeten Kiemenpaar abzuleiten sei. Nach GOETTE wäre die Thyreoidea eine aus der Hypobranchialrinne hervorgegangene Bildung. Diese letztere könnte daher auch nicht aus einem Paar rudimentärer Kiementaschen entstanden sein. Damit falle auch die von DOHRN verteidigte Meinung, daß die niederen Chordaten einschließlich der Cyclostomen von Fischen mit Spritzlöchern und ohne Wimperrinne abstammen.

Nestler (78, 79) gibt eine genaue Beschreibung der Kiemen des Ammocoetes und Petromyzon, dabei findet natürlich auch das Blutgefäßsystem dieser Organe Berücksichtigung. Speziell berücksichtigt er dabei die Veränderungen, welche der Organismus bei der Verwandlung in die geschlechtsreife Form erleidet. Nachdem er aber nur erwachsene Querder untersuchte, beziehen sich seine Angaben hauptsächlich auf die bereits komplizierten Verhältnisse der Blutgefäßverteilung, insbesondere in dem Kiemenbogen, die bisher nicht bekannt waren. Nestler bestätigt die Angaben Julins gegen Dohrn, daß beim erwachsenen Ammocoetes die „äußeren Karotiden" auch von der vierten Kiemenbogenvene einen Zufluß erhalten. Dagegen stimmt er mit den Angaben des letztgenannten Forschers bezüglich dessen, daß die Arteria thyreoidea nur vom vierten Branchialbogen ihr Blut erhält, überein.

III. Beschreibung des Gefäßsystems des jungen Ammocoetes.

Bei der nun folgenden Beschreibung des Gefäßsystems des Ammocoetes wollen wir der Übersichtlichkeit halber den zu behandelnden Stoff auf Grund der morphologischen und physiologischen Verhältnisse in folgende Kapitel einteilen.

I. Das Herz.
II. Der Truncus arteriosus.
III. Das System der Körperarterien.
IV. Das System der Körpervenen.

I. Das Herz. Das Herz des Ammocoetes hat seine Lage unmittelbar hinter dem Kiemendarm, so daß der Raum, den dasselbe einnimmt, nach vorn durch die gegen die Mündung des Ösophagus aufsteigende Partie des Kiemendarmes, dorsal durch den Ösophagus und die Vornieren, ventral durch die Leibeswand und nach hinten durch die Leber begrenzt wird.

Die Herzkammer, welche mehr in der rechten Körperhälfte liegt, hat eine längsovale Gestalt und für die Ausdehnung derselben in der Längsrichtung nach hinten kann man als Anhaltspunkt die hintere Grenze des 13. Metamers angeben (Taf. I, Fig. 1, 3 und 4, *S. v., Atr., Ven., B. cor.*). Die dünnwandige Vorkammer, welche eine eiförmige Gestalt besitzt, hat ihre Lage in der linken Körperhälfte und nimmt deshalb eine genau seitliche Lage gegenüber der Herzkammer ein, mit welcher sie durch das Atrioventrikularostium in Verbindung steht. Der vordere zugespitzte Teil entspricht wohl dem Herzohr anderer Wirbeltiere. Aus dieser Lagebeziehung der

beiden Herzabschnitte ergibt sich somit ein Unterschied gegenüber den übrigen Fischen, bei welchen das Atrium in einer dorsalen Lage zum Ventrikel angetroffen wird. Bei der Diastole reicht die Vorkammer beinahe bis an die vordere Grenze der Herzkammer; die hintere Grenze ist bei dem untersuchten Stadium durch eine von dem 14. Myoseptum nach abwärts gezogene Linie gegeben (Fig. 1 und 4).

Der Bulbus arteriosus bildet eine birnförmige Anschwellung vor dem Endabschnitte der Herzkammer, welche in den Truncus arteriosus übergeht. Von der Herzkammer setzt sich der Bulbus durch eine am lebenden Objekte seichtere, an konservierten Exemplaren aber deutlicher hervortretende Furche ab. Ferner ist zu bemerken, daß er sich von dem Truncus arteriosus durch die Ausbildung einer kräftigen Muscularis, welche aus glatten Muskelfasern besteht, scharf abgrenzen läßt. Und zwar ist an der Stelle, wo der Bulbus die vordere Wand der Leibeshöhle durchbricht, um sich in den Truncus arteriosus fortzusetzen, ein ganz plötzlicher Übergang von der dicken muskulösen Wand des Bulbus in die dünnere des Truncus zu bemerken. Rathke (86, pag. 91) hat diese Bildung, welche an älteren Querdern viel auffallender ist, auch schon gesehen, er sagt: „Die Kiemenschlagader beginnt mit einer kurzen und kleinen zwiebelartigen Anschwellung." Stannius (108, pag. 234) hingegen scheint das Vorhandensein einer solchen Bildung bei den Petromyzonten nicht gekannt zu haben, da er angibt, daß der Kiemenarterienstamm in den nur bei den Cyclostomen häutigen, bei den übrigen Fischen sehr verdickten, oft muskulösen kontraktilen Bulbus arteriosus übergeht. Hochstetter (40, pag. 25) sagt: „Ein dem Bulbus cordis der Selachier entsprechender Herzabschnitt, der den ausgebildeten Cyclostomen und Myxinoiden fehlt (J. Müller), scheint bei den Embryonen dieser Tiere nicht einmal in der Anlage vorzukommen."

Der Sinus venosus endlich, welcher aus dem Zusammenfluß der Körpervenen, und zwar im vorliegenden Falle aus der Vereinigung der beiden Ductus Cuvieri, der Vena jugularis ventralis und der Vena portae entsteht, liegt in dem Raum zwischen der Herzkammer und Vorkammer und der vorderen Fläche der Leber. Aus diesem Grunde ist er bei Betrachtung des Tieres in der Seiten- oder Rückenlage nur wenig sichtbar. Seine hintere Wand erscheint mit der vorderen Fläche der Leber innig verwachsen, während er gegen das Atrium durch eine Abschnürung abgesetzt ist, an welcher Stelle von der Innenwand ein Klappenpaar entspringt. Die Wan-

dung des Sinus ist noch dünner als die des Vorhofes und läßt in diesem Stadium auf Schnitten Muskelelemente nicht erkennen.

An den drei Ostien des Herzens, welche äußerlich durch Einschnürungen zwischen Herzkammer und dem Bulbus arteriosus einerseits und der Vorkammer andrerseits sowie zwischen letzterer und dem Sinus venosus markiert sind, befindet sich je ein Klappenpaar. Die Klappeneinrichtungen lassen sich am besten an Frontalschnitten als einfache Falten der Endothelauskleidung des Herzschlauches erkennen, welche rechts und links von der Herzwand ausgehend, gegen das Herzlumen vorspringen. Die Gestalt dieser Klappen kann man leicht zur Anschauung bringen, wenn man die im Metacarpophalangealgelenk gebeugten Finger der rechten und linken Hand mit den Dorsalflächen aneinander legt. Die aneinander liegenden Finger ahmen dann die Art des Verschlusses der Klappen, die Hohlhände hingegen die Klappentaschen nach. Shipley (107, pag. 341) und Goette (23, pag. 64) hatten bereits die genannten Klappen beobachtet.

Beim Ammocoetes liegt das Herz in der Leibeshöhle, ohne daß es in einem abgegrenzten Herzbeutel oder, wie bei Petromyzon, in eine knorpelige Kapsel eingeschlossen ist. Die Gekrösebildungen, die sich hinter dem Herzen finden und deren Bedeutung durch Goette (23, pag. 51, 52, 59, 60, 82 und 83) klargelegt wurde, betreffen die Leber und Leibeswand, sowie teilweise den Darm und haben daher mit der Bildung eines Herzbeutels nichts zu tun.

Eine Andeutung oder gewissermaßen der Beginn einer Abkammerung der Herzbeutelhöhle ist selbst schon beim jungen Ammocoetes dadurch angedeutet, daß die Vena jugularis ventralis aus der ventralen Leibeswand aufsteigend sich mit dem Sinus venosus verbindet, respektive in diesen einmündet. Den ursprünglichsten Zustand der Abkammerung müssen wir uns so vorstellen, daß einst in der Herzgegend noch ein transversales Septum oder wenigstens Reste eines solchen bestanden haben müssen. Denn nur auf dem Wege eines solchen sind die in das Herz einmündenden Venen imstande gewesen, die Leibeshöhle zu passieren. Denn wir können uns nicht vorstellen, daß Gefäße ohne ein solches Medium, wie es ein transversales Septum darstellt, frei durch das Cölom zu wachsen imstande wären. Wenn sich die weiter unten ausgesprochene Auffassung aufrecht halten läßt, die Ductus Cuvieri bzw. die oberflächlichen transversalen Hautvenen des Kiemenkorbes als somatische Gefäßbogen zu definieren, die einstmals zu Dissepimenten in Be-

ziehung standen, so würden diese Tatsachen zusammengenommen die Bildung der Perikardial- und Visceralscheidewand verständlich machen.

Das Herz des Ammocoetes zeigt also einen einfachen Bau, sowohl in bezug auf seine Hauptabschnitte, als auch auf spezielle Einrichtungen desselben. Ein Conus arteriosus, ein speziell ausgebildeter Abschnitt des Herzens, der mehr oder weniger eigentlich allen Fischen zukommt, fehlt in diesem Falle vollständig. Die abweichende Lagerung der Herzkammer und Vorkammer, welche nicht wie bei den Fischen eine dorsale, sondern eine seitliche Lage zum Ventrikel einnimmt, läßt sich durch die Ökonomie in der räumlichen Ausnutzung der Leibeshöhle durch die Organe erklären. Es mag die innige Lagebeziehung des Truncus arteriosus zum Kiemendarm, ferner die relativ tiefe Lage des sich an den letzteren anschließenden Ösophagus und endlich das Vorhandensein der Kopfniere dorsal von der Herzgegend die seitliche Lagerung des Atrium zum Ventrikel verursacht haben.

In der bestehenden Literatur über die Gefäße des Querders hat eigentlich nur Rathke (86, pag. 91) von dem in Rede stehenden Organe eine Beschreibung, und zwar eine ganz zutreffende gegeben, welche sich allerdings mehr auf die Gestalt des Herzens im konservierten Zustande bezieht. Besonders möge hier aber auf die instruktiven Abbildungen der Abhandlung Goettes (23, Fig. 138—140 der Taf. X) verwiesen werden, aus welchen sich in klarster Weise ersehen läßt, wie die beiden Herzabschnitte anfangs hintereinander, später aber nebeneinander gelagert sind.

II. Der Truncus arteriosus. Bezüglich der Terminologie sei erwähnt, daß Rathke (86) den aus dem Ventrikel entspringenden Gefäßstamm als Kiemenschlagader, Schultze (103) als Kiemenarterie bezeichnete. Julin (53) nennt das in Rede stehende Gefäß Artère branchiale primaire, während Dohrn (12) den gewiß ganz unpassenden Terminus Conus arteriosus gebraucht. Der zutreffende und allgemein eingeführte Name, den auch Goette (23) in Anwendung bringt, ist Truncus arteriosus.

Zum Verständnis des Verlaufes und der Anordnung der Gefäße, sowie der gebrauchten Termini soll vorerst die Mund- und Kiemenregion des Ammocoetes der Hauptsache nach beschrieben werden.

Die Mundöffnung wird von der das Vorderende schirmartig verlängerten Oberlippe und der schmalen saumartigen Unterlippe gebildet; dadurch gewinnt die Mundappertur eine ventrale Lage. In dem Umkreise, wo die beiden Lippen vom Kopfe entspringen, findet sich ein Kranz von cirrenartigen Tentakeln, welche jenen des

Amphioxus vergleichbar sind und wie diese einen Reusenapparat formieren. Hinter dem Kranze der genannten Mundcirren erhebt sich vom Boden der Mundhöhle eine kurze Zunge. Durch diese erscheint die Mundöffnung isthmusartig verengt. Die geräumige Mundhöhle wird hauptsächlich durch das Velum beansprucht, indem dessen beide Hälften eine bis nahezu gegen die Zunge reichende Kuppe bilden.

Die Betrachtung der Seitenansicht (Taf. I, Fig. 1) lehrt uns, daß der Ammocoetes acht Kiemenbogen und sieben dazwischen liegende Kiemenspalten besitzt. Vor dem ersten Kiemenbogen entspringt von der Darmwand das Velum und dieses scheidet den Munddarm vom Kiemendarm.

In dem Altersstadium der Neunaugenlarve, während welchem die vorliegende Untersuchung gemacht wurde, hat die Kieme resp. der Kiemenbogen noch eine einfache Beschaffenheit (Taf. III, Fig. 14).

Die Bildung des Kiemenapparates bei Petromyzon findet im wesentlichen dadurch statt, daß sich das Endoderm des Kiemendarmes rechts und links taschenartig ausbuchtet, indem es an diesen Stellen das dazwischenliegende Mesoderm verdrängt, bis es mit dem Ektoderm in Kontakt tritt. Hier erfolgt dann der Durchbruch der Leibeswand, und so entstehen die Kiemenspalten. Der Pfeiler zwischen je zwei Spiracula stellt dann jene Bildung vor, die wir als Kiemenbogen bezeichnen und die einen Komplex von typischen Bestandteilen repräsentiert. Es lassen sich an einem solchen Kiemenbogen zwei besondere Abschnitte unterscheiden, nämlich der Leibeswand- und der eigentliche Kiementeil. Diese beiden Teile sind insoferne auch genetisch verschieden, als der somatische Abschnitt der primäre ist, während an dessen medialer Kante teils durch Abschnürung, teils durch Wachstum erst die eigentliche Kieme entsteht. Der Kiemenbogen ist nur an der Außenfläche des Körpers mit ectodermalem Epithel überzogen und der überwiegend größere Teil besitzt einen Überzug von endodermalem Epithel (Taf. III, Fig. 14).

In jedem Kiemenbogen finden sich folgende typische Bestandteile. Als Stütze für den ganzen Kiemenapparat dient ein Knorpelgerüst. Der Hauptsache nach besteht dieses aus Stäben, von welchen immer je einer einem Kiemenbogen dort eingelagert ist, wo die eigentliche Kieme (das Diaphragma, Nestler) mit ihrem Ligament von der Leibeswand entspringt. Durch ein System von Muskeln kann der Kiemenkorb in aspiratorische und exspiratorische Bewegungen versetzt werden. Diese Muskel zerfallen zunächst funktionell in zwei Gruppen, nämlich in die Konstriktoren und in die

Adduktoren (Taf. I, Fig. 1 und Taf. III, Fig. 14). Die Knorpelstäbe sind bis zu einem gewissen Grade als Antagonisten dieser Kiemenmuskel zu betrachten. Die Konstriktoren liegen typisch lateral, die Adduktoren medial vom Kiemenbogenknorpel. Ferner besitzt jeder Bogen je einen Nerven. Endlich sind noch die Gefäße zu nennen. In dem Leibeswandabschnitt des Kiemenbogens finden sich innen von den Konstriktoren eine Vene, die einem System oberflächlicher Venen angehört, und in dem eigentlichen Kiementeil die zu- und abführenden Kiemengefäßbögen. Von den acht Kiemenbogen sind sechs gleichartig und nur der erste und letzte unterscheidet sich dadurch von den übrigen, daß jener an seiner caudalen, dieser hingegen lediglich an seiner cephalen Seite Kiemenblättchen entwickelt.

Es handelt sich jetzt noch darum, die Kiemenbögen nach ihrer morphologischen Wertigkeit zu bestimmen, da dies für die Auffassung des Gefäßsystems von Wichtigkeit ist. Zu diesem Zwecke hat man die Verhältnisse betreffend den Kiemenapparat des Ammocoetes mit jenem der Fische zu vergleichen. Julin (53) hatte bereits einen solchen Vergleich durchgeführt. Nach seiner Auffassung wäre die erste Kiemenspalte des Querders dem Spritzloche der Haifische gleichzustellen und demgemäß müßte der erste Kiemenbogen des Ammocoetes dem Mandibular-, der zweite Bogen dem Hyoidbogen der Selachier entsprechen. Dohrn (12) hat nachher die Unrichtigkeit dieser Auffassung nachgewiesen und gezeigt, daß bei den Cyclostomen die Spritzlochspalte verloren gegangen und daß ihr erster Kiemenbogen daher der Hyoidbogen sei, welcher ebenso wie bei den Fischen vom Facialis innerviert wird. Der genannte Kiemenbogen besitzt bei Ammocoetes eine Wimperrinne (Taf. III, Fig. 14 *Ps*) und in dieser erblickt Dohrn die obliterierte erste Kiemenspalte, die sogenannte Spritzlochspalte. Die letztere Auffassung hat sich aber, wie dies von v. Kupffer (55) und neuerdings von Goette (23) gezeigt wurde, als irrtümlich erwiesen. Die Pseudobranchialrinne ist eine Bildung, die bis zu den Tunicaten zurück zu verfolgen ist und die ebensowenig wie die Thyreoidea mit einer Kiemenspalte in genetischer Beziehung steht. Was die Stelle der verloren gegangenen ersten Kiemenspalte betrifft, so kann man an einer entsprechend vollständigen Serie von Entwicklungsstadien zeigen, daß jene Kiemenspalte in der Bucht zwischen dem Velum und dem Hyoidbogen, also vor der Pseudobranchialrinne zu suchen wäre.

In bezug auf die Gefäßverteilung verhält sich der Hyoidbogen des Ammocoetes, wie wir sehen werden, genau so wie die anderen echten Kiemenbögen, denn er besitzt sowohl ein vom Truncus

arteriosus entspringendes, zuführendes als auch ein in die Aorta einmündendes abführendes Gefäß. Hinsichtlich der Art und Weise, wie die Kiemenblättchen angeordnet sind, ähnelt dieser Bogen dem letzten Branchialbogen, indem Kiemenblättchen nur an einer Seite, und zwar an der hinteren angelegt werden. Der letzte Branchialbogen besitzt hingegen nur an der vorderen Seite Kiemenblättchen.

Der hinter der ersten Kiemenspalte gelegene Visceralbogen wird vom Glossopharyngeus innerviert und deshalb können wir diesen Bogen auch als Glossopharyngeusbogen bezeichnen.

Der Truncus arteriosus schließt sich unmittelbar an den Bulbus arteriosus an und stellt einen Gefäßzug vor, der die innigste Beziehung zum Kiemendarm behalten hat, so daß wir hier das Verhältnis der Subintestinalvene zum Darme in ursprünglicher Form vor Augen geführt sehen (Taf. III, Fig. 8 u. 9, *Tr. a.*). Der Truncus verläuft zunächst als ein unpaares Gefäß mit weitem Lumen in der ventralen Mittellinie bis zum Hinterende der Thyreoidea, d. i. in diesem Falle bis zur Basis des fünften Kiemenbogens, wo sich das Truncusgefäß gabelt und als zwei Gabeläste bis zum Vorderende der Thyreoidea erstreckt (Taf. II, Fig. 3). In seinem ersten unpaaren Abschnitt erscheint der Truncus in eine Darmfalte eingelagert, welche jene von A. Schneider (102, pag. 83 u. 84) beschriebene Wimperrinne trägt.[1]) Letztere gabelt sich vor der Öffnung der Thyreoidea und setzt sich dann in die rechte und linke Pseudobranchialrinne fort. Knapp vor der Gabelungsstelle sehen wir zunächst den im vorliegenden Stadium noch schwach entwickelten, spiral aufgerollten Mittellappen der Thyreoidea in der Gefäßbifurkation eingelagert, wobei dieser Teil der Drüse das Niveau des Gefäßes um ein wenig nach oben überragt. Etwas weiter nach vorne und in der Ausdehnung bis zur Öffnung der Thyreoidea, d. i. bis zur Basis des vierten Kiemenbogens rücken wieder die beiden Gefäße enger aneinander und in den Zwischenraum derselben senkt sich die erwähnte Wimperrinne ein. Von der Thyreoideaöffnung an nach vorn gabelt sich letztere in zwei Rinnen, welche bis zum Vorderende der Thyreoidea nebeneinander verlaufen. Dadurch werden die Äste des Truncusgefäßes mehr auseinander gedrängt, so daß sie zwar noch der Thyreoidea

[1]) Das Verhältnis, wie es bei Ammocoetes bezüglich der Pseudo- und der Hypobranchialrinne und der Thyreoidea vorliegt, läßt sich schärfer dahin präzisieren, daß bei dieser Larve einerseits die alte von den Tunicaten und Amphioxus übernommene Kiemenschlundwimperrinne und andrerseits die Thyreoidea, welche auf dem Boden der genannten Rinne entstanden ist und den Chordaten erst von den Cyclostomen aufwärts zukommt, nebeneinander in Funktion stehen.

selbst aufliegen, dabei aber an der lateralen Kante dieser Drüse verlaufen. Auch in dieser Region wird das Truncusgefäß zwischen der Epithelschicht des Kiemendarmes und der Schicht des Musculus constrictor angetroffen (Taf. III, Fig. 8 und 9).

Der Truncus arteriosus schmiegt sich also in seiner ganzen Ausdehnung dem Darm eng an und nur eine dünne Schicht Bindegewebe trennt ihn vom Darmepithel. Nach der Ventralseite hin wird der unpaare Truncusabschnitt von den Konstriktoren des Kiemenkorbes umfaßt und unmittelbar unter ihm findet sich die Vena jugularis ventralis und nahezu in gleichem Niveau und mit dieser die horizontalen Spangen des knorpeligen Kiemenkorbgerüstes (Taf. III, Fig. 9, *M. cons.*). Im Bereiche der Thyreoidea liegt der Truncus zwischen dieser und dem Darmepithel und wird ebenfalls von den Konstriktoren umfaßt (Taf. III, Fig. 9).

Aus dem Truncus arteriosus entspringen die Kiemenbogenarterien, Arteriae branchiales, von welchen immer eine in je einen Kiemenbogen eintritt. Demnach gibt es im ganzen acht Paar dieser Gefäße. Das vorderste erscheint als eine direkte Verlängerung des Truncusgefäßes. Es verläuft im Hyoidbogen knapp hinter der Pseudobranchialrinne nach aufwärts. Von den übrigen sieben Paar Kiemengefäßen entspringen drei Paar aus dem hinteren unpaaren Abschnitt des Truncus arteriosus, ein Paar genau in der Teilungsstelle desselben und drei Paar aus den beiden Gabelästen des Truncus (Taf. I, Fig. 1, *A. br.*).

Die Arteriae branchiales zweigen lateral vom Truncusgefäß ab, biegen dann aber sofort nach oben um und folgen in diesem Verlaufe dem Musculus Adductor, indem sie an dessen medialer Kante aufsteigen. Hierbei nimmt die an ihrem Ursprung noch starke Arteria branchialis in dem Maße an Durchmesser ab, als die medial von ihr in der Kieme verlaufende Vena branchialis an Stärke zunimmt (Taf. I, Fig. 1 *V. br.*).

Ein Frontalschnitt, welcher in der Höhe der Spiracula durch das Vorderende eines 6 *mm* langen Ammocoetes geführt ist, zeigt in bezug auf den Aufbau der Kiemen gleichsam noch den Grundtypus ohne Komplikationen. Eine kurze Schilderung der diesbezüglichen Verhältnisse dürfte daher mit Rücksicht auf den Verlauf der zu beschreibenden Kiemenbogengefäße an dieser Stelle am Platze sein.

Wir wollen nun in Fig. 14, Taf. III den Frontalabschnitt durch den II. Kiemenbogen mit Berücksichtigung der Topographie betrachten. An dem letzteren lassen sich im wesentlichen zwei Teile unterscheiden, nämlich ein Leibeswandteil und die medial an dem-

selben befindliche eigentliche Kieme. Der Leibeswandteil enthält an seiner medialen Wand den Kiemenbogenknorpel *(K. kn.)* und nach außen von letzterem die Muskelgruppe des Konstriktors *(M. cons.)*. Vor dem Knorpel des Kiemenkorbes verläuft der Kiemenbogennerv, im vorliegenden Fall der Glossopharyngeus. Außerdem findet sich noch in diesem Teil der Querschnitt einer Vene, die Vena superficialis transversalis *(V. sup. tr.)*, welche, wie wir später sehen werden, einem System von Hautvenen angehört.

An der Stelle nun, wo der Kiemenbogenknorpel liegt, sondert sich von der Kiemenbogenanlage durch eine Einschnürung die eigentliche Kieme ab, welche zunächst durch eine dickere Verbindungsbrücke, später aber durch eine sehr dünne Lamelle mit dem Kiemenbogenteil der Leibeswand in Verbindung steht. Durch diesen Einschnürungsprozeß wird die ursprünglich einheitliche viscerale Muskelanlage in zwei Gruppen geteilt, und zwar in eine laterale, welche den schon genannten Musculus constrictor bildet, und eine mediale; in der Kieme selbst gelegene Portion, den Musculus adductor. In der letzteren findet sich innen vom Muskel ein aus dem Truncus arteriosus entspringendes, zuführendes Kiemenbogengefäß, die Arteria branchialis *(A. br.)* und eine das Blut in die Aorta abführende Kiemenbogenvene, die Vene branchialis *(V. br.)*.[1]

In bezug auf die Lage der Gefäße zum Kiemenbogenknorpel ist bekanntlich beim Ammocoetes der eine Umstand ganz besonders bemerkenswert, daß die Kiemenbogengefäße medial vom Knorpelbogen verlaufen, während bei den Fischen die Gefäße lateral von letzterem angetroffen werden. DOHRN (8) hat in seiner V. Studie zur Urgeschichte des Wirbelkörpers die Entstehung und die Differenzierung der Visceralbogen bei Petromyzon Planeri eingehend erörtert und gezeigt, daß die eigentlichen inneren knorpeligen Kiemenbogen der Selachier mit den Knorpelbogen von Ammocoetes homolog seien. Daraus ergäbe sich auch die Unrichtigkeit der Annahme, die knorpeligen Visceralbogen des Querders mit den sogenannten äußeren Kiemenfäden der Haifische zu vergleichen.

Viel schärfer und präziser hat GOETTE (25) den Unterschied zwischen den Kiemen der Cyclostomen und der Fische auf gene-

[1]) Es möge an dieser Stelle eine falsche Bezeichnung, die DOHRN in seiner XIII. Studie (12) bei der Gefäßbezeichnung der Fig. 14 und 16 der Taf. 10 unterlaufen ist, richtig gestellt werden. In Fig. 16 ist das mediale Gefäß als Arteria branchialis, das laterale als Vena branchialis bezeichnet, es soll dies umgekehrt der Fall sein; in Fig. 14 ist bloß das mediale Gefäß als Arteria branchialis statt als Vena branchialis angegeben, während das laterale keine Bezeichnung trägt.

tischem Wege nachgewiesen. Nach seiner Auffassung besitzen die ersteren nur endodermale Darmkiemen, während die Fische mit Ausnahme in der ersten Kiementasche, wo sich zum Teil noch als rudimentäre endodermale Kieme die Spritzlochkieme oder Pseudobranchie erhalten hat, nur ektodermale Kiemen, d. s. Hautkiemen aufweisen. Die Aortenbögen des Ammocoetes und der Selachier hält Goette für homolog, während er die Homologie jener der Teleostomen und der letztgenannten Fischgruppe in Abrede stellt. Dagegen wären die absteigenden Spangen des knorpeligen Kiemengerüstes in der ganzen Reihe dieselben geblieben. Goette weist bei dieser Gelegenheit auf den Irrtum v. Kupffers hin, welcher die Kiemenspangen des Ammocoetes aus dem Ektoderm hervorgehen läßt.

Auf Grund eigener Anschauung können wir den bloßen Hinweis Goettes hinsichtlich dieses Punktes ergänzen. Kupffer hat zwar richtig den Ort der Entstehung der Knorpelspangen, nämlich dicht unter dem Ektoderm angegeben, aber dabei handelt es sich niemals um eine ektodermale Anlage dieser Gebilde. Die Knorpelbögen entstehen vielmehr aus den lateralen Teilen der visceralen Seitenplatten, während die medialen Teile die Kiemenmuskulatur liefern. Bemerkenswert erscheint nun noch das Faktum, daß der Knorpel später in die Tiefe wandert und schließlich sogar innen vom Musculus constrictor liegt.

Die Kiemenkapillaren sind im vorliegenden Falle noch äußerst spärlich entwickelt. Wie die Abbildung Fig. 1 zeigt, besitzen die Kiemen kleine tentakelartige Protuberanzen, welche sich sowohl an ihrer Vorder- als auch Hinterfläche entwickeln, und in diesen Protuberanzen findet sich immer je eine kapillare Gefäßschlinge, welche die Arteria branchialis mit der entsprechenden Kiemenvene verbindet. Der Übertritt des Blutes auf diesem Wege aus einem Gefäß in das andere läßt sich am lebenden Tiere sehr leicht beobachten.

Die Abbildungen von Dohrn (9), (Taf. 7, Fig. 17) und von Shipley (107), (Taf. XXIX, Fig. 43) zeigen etwas ältere Ammocoetes mit einer ähnlichen, aber bereits weiter vorgeschrittenen Entwicklung der Kiemen.

Im Zusammenhang mit dem Truncus sind noch zwei andere Gefäße, nämlich die Arteria Carotis ventralis[1]) und die Arteria

[1]) Bezüglich des Terminus carotis ventralis ist es notwendig, mit einigen Worten diesen Namen zu rechtfertigen. In der Literatur sind die Bezeichnungen, wie Carotis communis, C. externa und interna u. s. w. in Verwendung. Die Anwendungsweise derselben für Gefäße der verschiedenen Wirbeltierklassen läßt aber keine Kongruenz erkennen. Beispielsweise ist das Gefäß, welches Julin und Dohrn als

thyreoidea, zu besprechen, welche sich bei älteren Ammocoetes-Stadien ähnlich zum Truncusgefäß verhalten, wie die Venae branchiales zu diesem. Eigentlich müßte man daher die genannten Arterien mit Rücksicht auf dieses Verhalten als ventrale Verlängerungen der Kiemenvenen des 2. und 3. respektive des 4. Kiemenbogens bezeichnen. Wir werden aber zeigen, daß die Carotis ventralis, mit ihr auch die Arteria thyreoidea, vom genetischen Standpunkte aus betrachtet, nichts anderes sind als Gefäße, die direkt aus dem Truncus arteriosus entspringen. Schon in dem uns vorliegenden Stadium ist jedoch ihre ursprüngliche Beschaffenheit nicht mehr ersichtlich.

Während sich der Regel nach in den Kiemen die Vena branchialis nach der Ventralseite hin verliert, resp. mit einem verjüngten Ende beginnt, sehen wir, daß sich die Branchialvene des 2., 3. und 4. Kiemenbogens nach unten hin fortsetzt und daß jenes aus der Kiemenbogenarterie in die Kiemenbogenvene übertretende Blut zum Teil in dorsaler Richtung auf dem normalen Wege gegen die Aorta, zum Teil aber durch die ventrale Verlängerung der genannten Vene abfließt (Tafel I, Fig. 1).

Wie schon erwähnt, beteiligen sich an der Bildung der Carotis ventralis die Kiemenbogenvenen des 2. und 3. Visceralbogens dadurch, daß sie zu einem Gefäßstamm zusammenfließen. Dies geschieht in der Weise, daß die Vene des 2. Kiemenbogens in der Höhe des Truncus nach rückwärts umbiegt und ein Stück horizontal verläuft, während die Vene des 3. Bogens ebenfalls aus der senkrechten Verlaufsrichtung in eine horizontale und zugleich oral ziehende übergeht. Hierbei begegnen sich die beiden Gefäße in der Mitte zwischen dem 2. und 3. Kiemenbogen und vereinigen sich zum Stamm der Carotis ventralis. Letztere wendet sich zunächst

---

Carotis externa bezeichnen, nicht homolog mit jener beim Menschen Carotis externa benannten Arterie. Wenn wir unter Carotiden jene Gefäße verstehen, welche als Verlängerungen einerseits des Truncus arteriosus, andrerseits der Aorta nach vorn über das branchiale Gebiet hinaus verlaufen, so ersehen wir, daß sich hieraus ein prinzipieller Gegensatz ergibt, der aber in der Nomenklatur bisher nicht konsequente Berücksichtigung fand.

Ohne auf die Historik dieser Frage eingehen zu wollen, möchten wir für den in Rede stehenden Gegenstand folgende Nomenklatur in Anwendung bringen und empfehlen. Die Carotis, welche aus dem Truncus arteriosus hervorgeht, nennen wir Carotis ventralis, jene, welche die Verlängerung der Aorta nach vorn darstellt, Carotis dorsalis (= C. communis autor.). Letztere teilt sich in den Ramus facialis (= C. externa autor.) und in den Ramus cerebralis (= intern autor.). Das Lagerungsverhältnis, welches in den Adjektiven ventralis und dorsalis zum Ausdruck kommt, bezieht sich auf den Darm, welcher ja zum Truncus arteriosus und zur Aorta in so naher morphologischer wie physiologischer Beziehung steht.

gegen die Mittellinie und verläuft dann nahe derselben in der dorsalen Furche, welche die beiden Hälften der Thyreoidea bilden, nach vorn. Dabei werden die beiden als Fortsetzung der Pseudobranchialrinnen gegen die Mündung der Thyreoidea hin verlaufenden Hypobranchialrinnen überkreuzt, so daß die Carotis der beiden Seiten bald nach ihrem Ursprung zwischen den erwähnten zwei Wimperrinnen angetroffen werden. Die weitere Verlaufsstrecke des genannten Gefäßstammes ist eine kurze und reicht bis zum abgerundeten Vorderende der Thyreoidea, an welchem das Gefäß gegen den Boden der Mundhöhle nach abwärts steigt.

Julin (53) läßt die Carotis ventralis, die Carotides externes, nicht bloß aus der Kiemenvene des 2. und 3., sondern auch aus jener des 4. Bogens hervorgehen und dies letztere Verhalten hat Dohrn in seiner XII. Studie zur Urgeschichte der Wirbeltierkörper bezweifelt. Nestler (S. 79, pag. 99) konnte jedoch die Angaben Julins nach Befunden an 9—10 *cm* langen Ammocoetes bestätigen und auch wir sind in der gleichen Lage, auf Grund der direkten Beobachtungen an den ganz jungen Larven. Die Kiemenvene des 4. Branchialbogens würde somit auch zur Carotis ventralis in Beziehung stehen, in erster Linie gibt sie aber der Arteria thyreoidea den Ursprung.

An dem vorderen Ende der Thyreoidea angelangt, teilt sich der Carotisstamm *(C. v.)* in 3 Gefäße. Dasjenige, welches seinen Verlauf in der Basis der medialen Falte des Mundbodens nimmt, kann als die direkte Verlängerung des Carotisstammes angesehen werden; es ist dies die Arteria lingualis. *(A. ling.)* Ein zweites Gefäß, die Arteria spiraculi *(A. spir.)* dringt in das Velum ein und verhält sich dem Wesen nach wie ein Kiemenbogengefäß, endlich ein drittes Gefäß begleitet jenen Teil des Musculus constrictor veli, dessen Faserzüge sich zwischen dem Knorpelgerüste des Kiemenapparates und der Thyreoidea weit nach rückwärts erstrecken. (Tafel I, Fig. 1 und Taf. II, Fig. 2.)

Die Arteria lingualis (Taf. I—III, Fig. 1, 3, 7, *A. ling.)* verläuft von ihrem Ursprung aus dem Stamme der Carotis externa an der Basis einer Falte, welche in der ventralen Mittellinie des Munddarmes firstartig vorspringt und welche eine Fortsetzung der Zunge nach rückwärts darstellt. Dieses Gefäß, welches unverzweigt bis zum Mundrande zwischen der Schleimhaut des Munddarmes und dem Musculus constrictor desselben zu verfolgen ist, kann, wie erwähnt, als die direkte Fortsetzung des Stammes der Carotis ventralis betrachtet werden. An der Basis der zungenartigen Erhebung löst sich die genannte Arterie zunächst in Zweige auf, welche zum Teil in Verästlungen einer unpaaren,

ebenfalls in der medianen Mundbodenfalte verlaufenden Vene, der Vena lingualis *(V. ling.)*, übergehen, zum Teil aber durch oberflächliche Äste in Verbindung mit der Vena facialis *(V. fac.)* treten. Die kapillaren Verbindungen mit der Vena lingualis ziehen in die Tiefe, um in die Zunge zu gelangen. Ferner verläuft ein Collateralast der Arteria lingualis am Rande der Oberlippe nach der Dorsalseite hin, der Ramus labialis communicans *(R. lab. com.)* und tritt mit einem Gefäßzweig der Carotis dorsalis in Verbindung.

Ein zweiter Ast der Carotis ventralis ist die in das Velum eintretende Arteria spiraculi *(A. spir.)*. Bevor wir in die Beschreibung dieses Gefäßes eingehen, wollen wir vorher das Velum in bezug auf seine Gestalt und Aufbau soweit, als es zum Verständnis des Gefäßverlaufes notwendig ist, schildern.

An einem Frontalschnitt durch den Kopf eines Ammocoetes (Taf. III, Fig. 14) erscheint das Velum als eine aus einer rechten und linken Hälfte bestehenden Faltenbildung, welche vor dem Hyoidbogen entspringt und die Grenze zwischen Kiemen und Munddarm bildet. Genetisch entsteht es aber dadurch, daß die Rachenhaut in der sagittalen Mittellinie schlitzartig durchbricht und daß die beiden Hälften derselben nicht wie bei anderen Tieren einer Rückbildung unterliegen, sondern sich noch durch Wachstum vergrößern. Wir können an dem Velum zwei Abschnitte unterscheiden, nämlich einen Hauptteil, der in den Munddarm vorragt und den wir als Pars lateralis veli bezeichnen wollen und ferner einen von diesem entspringenden und in dem Kiemendarm gelegenen, die Pars medialis veli. Die mediale Kante des letztgenannten Teiles ist zugleich die mediale Kante des Velums selbst. Nach dem Anblick eines Frontalschnittes durch den Kopf eines Ammocoetes würden wir an dieser Stelle die Umschlagstelle des Ektoderms in das Entoderm resp. die Rißstelle der Rachenhaut vermuten. An jüngeren Stadien läßt sich aber zeigen, daß die Pars medialis veli durch eine spezielle Faltung der ektodermalen Überkleidung der Rachenhaut entstanden ist und daher an ihrer Vorder- wie Hinterfläche ektodermales Epithel besitzt. Diese beiden Faltenbildungen werden zunächst durch eine dünne Haut verbunden und die ist es, welche später schlitzartig durchbrochen wird. Die Grenzstelle zwischen Ekto- und Entoderm ist daher an der Hinterfläche des Velum in dem scharfen Winkel, den die beiden Teile desselben bilden, zu suchen.

Dadurch kommen die beiden gegen den Kiemendarm umgeschlagenen Teile des Velums, die erwähnte Pars medialis mit ihren vom Ektoderm überkleideten Vorderflächen, aneinander zu liegen,

während die in der Seitenansicht bogenförmig verlaufende vordere Begrenzungslinie des Velums die Umschlagstelle zwischen den beiden Velumabschnitten markiert (Fig. 1 und 14). Das Velum funktioniert als Klappenapparat, nach dem Typus wie die früher erwähnten Taschenklappen an den Herzostien, indem sich bei den Atembewegungen des Kiemenkorbes die medialen umgeschlagenen Velumabschnitte, die wir Verschlußteile nennen wollen, aneinanderlegen. Infolgedessen findet ein Verschluß des Kiemendarmes nach vorn statt und das Atemwasser ist gezwungen, bei Kontraktion der Kiemenkorbmuskulatur durch die Spiracula nach außen zu entweichen.[1]) Die Muskeln des Velums sind der Hauptsache nach in folgender Weise angeordnet: In der Vorderwand des Velums finden wir einen Muskel, dessen Faser parallel mit der vorderen bogenförmigen Begrenzungslinie desselben verlaufen und einerseits unter der Ohrblase und dem Facialisganglion entspringen und sich andrerseits zwischen Thyreoidea und dem knorpeligen Kiemengerüst weit nach rückwärts erstrecken. Auch der Verschlußteil des Velums besitzt an seinen beiden Flächen eine Lage von Muskelfasern, welche dem System jener der früher genannten angehören, welche aber eine andere Anordnung und Verlaufsrichtung entsprechend der Lage der Verschlußteile selbst besitzen. Während die Muskelfasern der Velumvorderfläche mehr weniger bogenförmig verlaufen, sind die des Verschlußteiles in dorsoventraler Richtung nebeneinander gereiht, jedoch so, daß sich ein allmählicher Übergang der einen Gruppierungsweise in die andere ergibt. An ganz jungen Querdern kann dieses Verhältnis nicht so deutlich gezeigt werden wie an ausgewachsenen Exemplaren und an Präparaten solcher, die durch Behandlung mit einem Salpetersäure-Glyzeringemisch hergestellt wurden. Schon an recht jungen Larven bald nach Durchbruch der Rachenhaut fällt dem Beobachter noch eine andere Muskelfasergruppe des Velums auf. Sie gehört der hinteren Fläche der Pars lateralis des Velums an, hat die Form eines schmalen Muskelbandes und inseriert ungefähr im Niveau der Spiracula einerseits vor dem Hyoidbogen in der schleimknorpelartigen Bindegewebsmasse bzw. der Haut, andrerseits an der Umschlagstelle der Pars lateralis in die Pars medialis veli. An diesem Abschnitt des Velums findet sich eigentlich auch eine ununterbrochene Lage von Muskelfasern und jenes Muskelband stellt nur eine stärker entwickelte Partie dieser vor. An dem ventralen und dorsalen Abschnitt des Velums ordnen sich durch

[1]) Beim Ammocoetes bleibt also der Mund während der Atemphasen geöffnet, während bei den Fischen der Verschluß der Mundöffnung durch die Lippen bewirkt wird.

allmähliche Übergänge die letztgenannten Fasern denen der Pars medialis veli an (Fig. 1 und 14).

Die Arteria spiraculi tritt an der unteren Anheftungsstelle des Velums in dasselbe ein, indem sie parallel mit dessen vorderen Rande nach oben verläuft, um direkt in die Vena dorsalis veli überzugehen. Da sich letztere in ihrem Verlaufe ebenfalls parallel zu dem Velumrande hält und als eine unmittelbare Fortsetzung der Arterie erscheint, so wird auf diese Weise ein kontinuierlicher Gefäßbogen erzeugt, dessen Blut in ventrodorsaler Richtung strömt (Fig. 1 *A. spir.* und *V. vel. d.*).

Bei Beobachtung des lebenden Tieres erscheint die ventrale Velumarterie als ein weit schwächeres Gefäß als die Arteria lingualis. Durch Stase kann sie aber stark angefüllt und ausgedehnt sein, was sich beim Absterben des Tieres und oft an konservierten Querdern konstatieren läßt, so daß dann auf Schnitten das Gefäß abnorm ausgedehnt erscheint, was auch im vorliegenden Falle bei dem in Fig. 14 abgebildeten Schnitte eingetreten war. Dieser Umstand erscheint deshalb im vorliegenden Falle bemerkenswert, weil er zeigt, wie leicht Bilder von Schnitten hinsichtlich der Blutgefäße unrichtige Vorstellungen der tatsächlichen Verhältnisse verursachen können.

Aus dem Stamme der Carotis ventralis entspringt noch ein drittes Gefäß, wir wollen es Ramus muscularis nennen. Es begleitet nämlich das ventrale Insertionsende des Velummuskels und scheint keine andere Bedeutung als die eines Muskelgefäßes zu besitzen. Das erwähnte Muskelbündel liegt zwischen der Thyreoidea und der horizontalen Knorpelspange des Kiemenkorbes in einem Lymphraum eingebettet und die erwähnte Arterie findet sich an dem oberen Rande des Muskels. In dieser Region sind auch noch Venen anzutreffen und besonders an Schnitten wäre eine Verwechslung dieser verschiedenen Gefäße möglich. Für die Vene und für den Ramus muscularis der Carotis ventralis ist charakteristisch, daß erstere lateral von den Musculi adductores der Kiemen, die Arterie aber medial von diesen gelegen ist. Die Adduktoren inserieren an den horizontalen Spangen des knorpeligen Kiemengerüstes und schieben sich wie Scheidewände zwischen die beiden Gefäße. Der erwähnte Velummuskel reicht mit seinem ventralen Ende bei den uns vorliegenden Stadien bis zur zweiten Kiemenspalte, das arterielle Gefäß aber setzt sich noch weiter fort bis zum Ende der Thyreoidea, indem es die frühere Verlaufsrichtung beibehält. Schließlich geht es in eine Vene eines später zu erwähnenden oberflächlich gelegenen Venensystems der Kiemenregion über.

An dieser Stelle möge hervorgehoben werden, daß die Gefäße der jetzt behandelten Region, d. i. in der Gegend der Thyreoidea, keineswegs so klar und augenfällig beobachtet werden können, wie dies in Fig. 1 zur Darstellung kam, in welcher die Gefäßzüge entsprechend weit von einander distant gezeichnet werden mußten, um eine zusammenhängende Übersicht nicht bloß über die Gefäße, sondern auch über die Gesamtorganisation gewähren zu können. So liegen der Truncus arteriosus, die Carotis ventralis und der Ramus muscularis wenigstens streckenweise nahezu in einem Niveau. Als ein für die direkte Beobachtung erschwerendes Moment kommt ferner noch hinzu, daß durch die Überkreuzung von Arterien und Venen das Bild oft recht kompliziert wurde. Selbst an Schnitten ist die Orientierung in dieser Region keine leichte und besonders dann nahezu unmöglich, wenn die Gefäße nicht bluterfüllt sind.

Es erübrigt noch die Beschreibung der Arteria thyreoidea. Hinsichtlich ihres Ursprunges verhält sie sich ganz so wie die Carotis ventralis. Auch die Thyreoideaarterie ist, wenn man nach den Verhältnissen an älteren und erwachsenen Ammocoetes urteilen wollte, als eine nach der Ventralseite hin verlängerte Kiemenvene des 4. Branchialbogens aufzufassen, welche, wie erwähnt, auch mit der Carotis ventralis durch ein Collateralgefäß in Verbindung steht.

Es wird mit Rücksicht auf den Verlauf der Gefäße notwendig sein, den Bau der Thyreoidea kurz zu schildern. Dieses Organ wird, wie dies Dohrn gezeigt hat, als eine unpaare sackartige Ausstülpung des Bodens des Kiemendarmes angelegt. Die ursprünglich weite Öffnung dieses Divertikels verengt sich und findet schließlich ihre definitive Lage in der ventralen Mittellinie des Darmes zwischen dem 3. und 4. Kiemenbogen. Es treten nun innen an diesem Epithelsack Faltenbildungen auf, und zwar formiert eine solche Falte eine in der Medianebene gelegene Scheidewand (Taf. III, Fig. 8), durch welche das Organ in einen rechten und linken Sack geteilt wird. In jeder dieser Hälften, und zwar an der seitlichen Wand, erhebt sich eine Falte, die gegen das Lumen vorspringt und durch Differenzierung ihres Epithels sowie durch eine reiche Faltenbildung der Oberfläche den eigentlichen Drüsenteil der Thyreoidea liefert. Rechts und links vom Ausführungsgang findet eine Verwachsung dieser Drüsenfalte mit der dorsalen Wand des Sackes statt, so daß von dem Boden des Kiemendarmes aus eine Bindegewebsbrücke in die Drüsenfalten eindringen kann. Dies ist nun der einzige Weg, auf welchem das nutritive Gefäß, die Arteria thyreoidea, in die Drüsenfalte gelangen

kann. Der hinter dem Ausführungsgang gelegene Teil der Thyreoidea ist dadurch etwas komplizierter gebaut, daß die eine Partie der Drüsenlamellen spiralig aufgewunden erscheint.

Der Stamm der Arteria thyreoidea verläuft von seinem Ursprung aus der Kiemenvene des 4. Visceralbogens nach unten und überkreuzt hierbei den kurzen, nach vorn aufsteigenden Ausführungsgang der Thyreoidea. An dieser Stelle dringt die Arterie auf dem Wege der oben erwähnten Bindegewebsbrücke in den eigentlichen Drüsenteil resp. in die Drüsenfalte der Thyreoidea ein und teilt sich hier in zwei Äste. Ein vorderer Ast nimmt eine horizontale Verlaufsrichtung entsprechend der horizontalen Anordnung der Drüsenlamelle an, während der hintere Ast den spiralig aufgerollten Hinterlappen der Thyreoidea begleitet. Der Abfluß des Blutes findet durch kapillare Gefäße gegen die Oberfläche der Drüse in später zu beschreibende Venen statt (Fig. 1 *A. thyr.*).

Bei der vorangehenden Beschreibung wurde sowohl der Stamm der Carotis ventralis als auch der der Arteria thyreoidea als eine ventrale Verlängerung der Kiemenvene des 2. und 3. bzw. 4. Kiemenbogens bezeichnet. Dieses Verhältnis der beiden Arterien zu den abführenden Kiemenvenen ist aber nicht das ursprüngliche. Durch Beobachtung jüngerer, lebender Larvenstadien zeigte es sich, daß sowohl die beiden zu dem Stamm der Carotis ventralis verschmelzenden Gefäße zunächst in direktem Zusammenhang mit dem Truncus arteriosus stehen, indem sie aus den betreffenden Arteriae branchiales knapp oberhalb ihrer Abzweigung aus dem Truncusgefäß entspringen. Es konnte ganz deutlich der Übertritt der Blutkörperchen aus dem Truncus in die genannten Gefäße beobachtet werden, während ein Zusammenhang mit der Kiemenvene in jenem Stadium noch fehlte. Mit anderen Worten, dieser Gefäßstamm verhält sich ursprünglich zum Truncus wie Kiemenbogenarterien. Ein ähnlicher direkter Zusammenhang der Arteria thyreoidea mit dem Truncus wurde nicht beobachtet und wir neigen zur Ansicht, daß letztere Arterie einen vierten Ast der Carotis ventralis darstellt.

Die Ausbildung des späteren definitiven Zustandes der genannten Gefäße ergibt sich als eine physiologische Notwendigkeit. Denn so lange die in Rede stehenden Gefäße in direktem Zusammenhange mit dem Truncus stehen, führen sie nur venöses Blut, welches zur Ernährung so ausgedehnter Körperteile und Organe, wie der ventralen Lippenpartie, des Velums und der Thyreoidea nicht geeignet wäre, daher treten die Gefäße in eine sekundäre

Verbindung mit den Kiemenvenen, von welchen sie oxygenes Blut beziehen, und gewinnen dadurch den Charakter von nutritiven Gefäßen.

Im Anschluß an die anatomische Beschreibung des Verzweigungsgebietes des Truncus auf Grund der eigenen Untersuchung mögen nun noch kurz die darüber bereits in der Literatur bestehenden Angaben erwähnt werden.

Rathke (86, pag. 98) faßte das, was er über die Kiemenschlagader zu sagen wußte, in 6 Zeilen zusammen. Er kannte ihre Ausdehnung vom Herzen bis zu dem vordersten Kiemenpaar und fand, daß sie für jede Kieme einen Ast abgebe. Unbekannt scheint ihm die Gabelung des Truncus im Bereiche der Thyreoidea geblieben zu sein.

Inwieweit M. Schultze (103) in die Kenntnis des Blutgefäßsystems des Ammocoetes eingedrungen ist, wurde bereits eingangs bei Besprechung der Literatur angedeutet. In seinen Abbildungen findet sich der Truncus als ein einfaches Gefäß, aus dem 8 Kiemarterien entspringen. Weitere Details sind weder aus den Zeichnungen zu entnehmen, noch finden sie im Texte Erwähnung.

Die erste eingehendere Darstellung der Ramifikation des Truncus, wie überhaupt des Gefäßsystems des Ammocoetes gab Julin (53). Den Truncus arteriosus nennt er primäre Branchialarterie, die aus ihm entspringenden Kiemenarterien bezeichnet er als sekundäre Branchialarterien. Ferner beschreibt er die Thyreoideaarterien, und zwar in der Zahl von 5 Paaren. Das 1. Paar zweigt nach seiner Beschreibung und Abbildung von der Hyoidarterie, welche Julin fälschlich mit der Spritzlocharterie homologisiert, die folgenden 4 Paare von den 3—4 vorderen Branchialarterien ab. Diese Arterien sollen lateral an den genannten Gefäßen entspringen und nach abwärts zwischen den Kiemengerüstknorpeln und der Thyreoidea verlaufen, um dann in die Drüsenlamelle einzudringen (pag. 768—781).

Dohrn (12) widerlegte bereits in seiner XIII. Studie eingehend den Irrtum Julins und wir können uns auf Grund der eigenen Anschauung vollinhaltlich den Ausführungen Dohrns anschließen. Bezüglich des Ursprunges der Carotis ventralis ist zu erwähnen, daß Julin der erste war, welcher denselben dem Wesen nach richtig gesehen hat. Die Verzweigungen der ventralen Carotis sind Julin unbekannt geblieben, infolgedessen auch die Gefäße des Velums.

Die Angaben Dohrns (9, 11, 12), welche sich in der VII., VIII., XII. und XIII. Studie zur Urgeschichte der Wirbelkörper finden, wollen wir zusammenfassend behandeln. Der genannte Forscher hatte zum erstenmal die Homologie der Gefäße des Ammocoetes mit jenen der Selachier festgestellt. Aus den Abbildungen Dohrns

ersieht man allerdings, daß er diese Angaben, obzwar er mit ihnen das Richtige traf, nicht auf Grund einer genauen Kenntnis der Gefäßverhältnisse gemacht hat. Auch hinsichtlich dessen irrte er sich, daß die Spritzlocharterie nur in den frühesten Entwicklungsstadien bestehen und später, indem sie sich vom Truncus loslöse, eine Verbindung mit Venen eingehen soll (XII. Studie, pag. 318). Dohrn war über diesen Punkt selbst nicht sicher und er bringt dies auch in folgenden Zeilen zum Ausdruck: „Darüber bin ich noch nicht zu voller Klarheit gekommen, was niemand wundernehmen wird, der die Schwierigkeit der Feststellung von Blutverlaufsverhältnissen des Ammocoetes aus Erfahrung kennt.“ Den Beleg hierfür gibt Fig. 4 seiner XII. Studie, wo in dem Velum jegliches Gefäß fehlt, während er die unmittelbar vor der Pseudobranchialrinne verlaufende Vene, die mit dem Truncus zu keiner Zeit in irgend welcher Beziehung steht, mit dem letzteren in Verbindung gebracht hat. Es lassen sich aber auch noch an anderen Stellen derartige zum Teil prinzipielle Irrtümer in der Klassifikation der Gefäße nachweisen. Den Truncus arteriosus bezeichnet Dohrn in allen seinen Arbeiten als Conus arteriosus. Da dieser Ausdruck für eine bestimmte Bildung am Herzen der Palaeichthyes in rudimentärerer Form auch bei den Knochenfischen allgemein gebraucht ist, so erscheint im vorliegenden Falle die Anwendung dieses Terminus statt Truncus arteriosus als eine nicht empfehlenswerte. Dagegen hat Dohrn zum erstenmal den Ursprung der Arteria thyreoidea richtig angegeben und dargestellt.

In bezug auf die Angaben, welche sich auf die Ramifikation der Carotis ventralis beziehen, sind auch noch einige Ergänzungen und Korrekturen notwendig. Wie wir uns durch Untersuchung des lebenden Objektes überzeugt haben, teilt sich diese in drei Äste, nämlich in die Arteria lingualis, deren Verlauf auch Dohrn richtig abgebildet hat, dann in die Arteria spiraculi, die nach Dohrn verloren gehen soll, und endlich in den Ramus muscularis. Letzteren Zweig sah wohl Dohrn, bezeichnete ihn aber als Vena lateralis, welche mit der Carotis ventralis in Verbindung tritt.

Goette (21) macht uns in seiner Monographie über die Entwicklungsgeschichte des Flußneunauges hauptsächlich mit Tatsachen über die Entstehung des Gefäßsystems (pag. 77) bekannt. Nach seinen Angaben bildet sich zuerst das Herz, und zwar entsteht es aus zwei Schichten, nämlich aus dem vom Entoderm abstammenden Endokard und aus dem mesodermalen Perikard, welches eigentlich nichts anderes ist, als das ventrale Darmgekröse. Die Differenzie-

rung der Herzanlage in die Herzabschnitte findet sehr früh statt und wird damit eingeleitet, daß sich die Mitte des Herzschlauches ausbuchtet. So entsteht aus dem vorderen, nach rechts gewandten Abschnitt die Kammer, aus dem hinteren Teil aber die mehr nach links hinneigende Vorkammer. Ferner gibt GOETTE eine Beschreibung (pag. 80) davon, wie die primären, einfachen Aortenbögen, welche direkte Verbindungen zwischen den ventralen und dorsalen Stammgefäßen darstellen, sich in zwei Kiemengefäße, welche aber durch Gefäßschlingen verbunden sind, spalten. Auf diese Weise wird der ganze, früher physiologisch indifferente Kreislauf in eine venöse und arterielle Hälfte gesondert, deren Grenzen in den Kiemen liegen.

NESTLER (79) gab zum erstenmal eine ausführlichere Darstellung der Gefäßverteilung innerhalb der Kieme des erwachsenen Ammocoetes und Petromyzon. Hinsichtlich des Truncus arteriosus schließt er sich den Ausführungen JULINS und DOHRNS an. NESTLER bestätigt die Angaben des erstgenannten Forschers über den Ursprung der Carotis ventralis aus den Kiemenvenen des Glossopharyngeus- und der zwei darauffolgenden Bogen und die DOHRNS über den Ursprung der Arteria thyreoidea aus der Kiemenvene des 4. Bogens, weiter ergänzt er die Befunde beider Autoren dahin, daß die Kiemenvene des 4. Bogens den Hauptzweig für das Thyreoideagefäß und gleichzeitig auch einen schwächeren Ast für die Carotis ventralis abgibt. Die von JULIN beschriebenen Thyreoideaarterien vermochte er ebensowenig wie DOHRN zu finden.

III. Das System der Körperarterien. Die Aorta. Die Aorta findet sich beim Ammocoetes ebenso wie bei allen Vertebraten unmittelbar unter der Chorda dorsalis und nimmt eine zum Darme dorsale Lage ein. Nach ihren Beziehungen zu den einzelnen Körperteilen kann man an der Aorta folgende Abschnitte unterscheiden: 1. Die Pars cephalica im Bereiche des Kopfes, d. i. in der Region vor der Gehörblase; dieser Abschnitt ist paarig. Wir können letzteren auch Carotis dorsalis nennen; 2. die Pars branchialis, diese ist durch die innige Beziehung zum Darme charakterisiert und dient zur Aufnahme und Weiterbeförderung des oxygenen Blutes aus den Kiemen, 3. die Pars abdominalis, welche von der Kiemen- bis zur Afterregion reicht, und 4. die Pars caudalis in der Ausdehnung des Schwanzes.

Aus praktischen Gründen wollen wir zunächst mit der Beschreibung der Pars branchialis beginnen. Dieser Abschnitt hat seine Begrenzung einerseits durch das Vorderende der Ohrblase und andrerseits durch die Stelle, wo die Kiemenvene des 8. Kiemenbogens in die Aorta einmündet. Letztere liegt der Chorda dorsalis un-

mittelbar an und nach der Ventralseite ist sie von dem Epithel des Kiemendarms bedeckt, so daß sie dieses in Form einer Schleimhautfalte in das Darmlumen vorspringen macht. Diese Falte flacht sich aber, da das Vorderende der Aorta verjüngt und von mehr ovalem Querschnitt ist (Taf. III, Fig. 8 *A. o.*), in der Region der Ohrblase ab, während in der hinteren Region des Kiemendarmes auf dem First jener Falte eine Rinne verläuft (Taf. III, Fig. 9), die bis zur Öffnung des Ösophagus zu verfolgen ist. Der Raum seitlich von der Aorta, welcher nach oben von der Chorda und nach unten von dem Darmepithel begrenzt wird, ist durch Bindegewebe von jener für den Ammocoetes charakteristischen Beschaffenheit erfüllt. Letztere erinnert eigentlich an das Gewebe von Schleimknorpel, indem in eine homogene Grundmasse verästelte Bindegewebszellen eingelagert sind. In diesen Bindegewebsmassen inseriert ein Teil der Musculi constrictores des Kiemendarmes.

Das oxygene Blut wird der Aorta durch die Venae branchiales zugeführt, welche mit der Zahl der Arteriae branchiales korrespondieren. Wie bereits früher erwähnt, springen die Kiemenbogen soweit kulissenartig gegen das Lumen des Kiemendarmes vor, daß dadurch die Kiemendarmhöhle in hintereinander gelegene Kammern untergeteilt wird. Dies gilt speziell für den 2. bis 6. Kiemenbogen. Da nun die Venae branchiales nahe dem medialen Rande des Kiemenbogens verlaufen (Taf. III, Fig. 14), so steigen sie in demselben fast senkrecht auf. Sie beginnen mit ihren verjüngten Enden in der Nähe der Basis des Bogen und gewinnen in dem Maße ein größeres Lumen als sie sukzessive nach oben immer mehr Blut aufnehmen. In das Niveau der Aorta getreten, biegen sie dann scharf in medianer Richtung um, um in diese einzumünden.

Etwas abweichende Verhältnisse von den eben geschilderten zeigt, wie schon erwähnt, der 1. oder Hyoidbogen und der letzte, d. i. der 8. Kiemenbogen. Beide tragen nur an einer Seite Kiemenblättchen. Der erstgenannte Bogen ist noch dadurch bemerkenswert, daß sein branchialer Teil nicht normal ausgebildet, sondern rudimentär ist. An ihm tritt der Kiemenanteil in den Hintergrund; dafür trägt er eine andere Bildung, die sogenannte Pseudobranchialrinne. Diese Wimperrinnen der beiden Seiten beschreiben nach vorn konvexe Bögen und ihre oberen Enden konvergieren in der Region unter der Ohrblase, um sich knapp hinter dieser miteinander zu vereinen. Die Branchialvene begleitet von ihrem Ursprung an die Rinne in dorsaler Richtung bis zu einer Stelle, die ungefähr mit der vorderen Grenze der Ohrblase auf demselben Querschnitt liegt

und wendet sich hierauf nach vorn, wobei sie sich aber von der Pseudobranchialrinne mehr und mehr entfernt. Sie überkreuzt ferner das distale Ende der vorderen Kardinalvene, so daß letztere medial von dem arteriellen Gefäße zu liegen kommt. An dem Punkte, wo sich die Kiemenvene mit der Aorta vereinigt, gabelt sich die letztere. Die beiden Gabeläste derselben sind die rechte und linke Carotis dorsalis (Taf. I, Fig. 1 und Taf. III, 6 *C. d.*).

Bezüglich der Branchialvene des 8. Kiemenbogens ist als abweichendes Moment im Vergleich zu den anderen abführenden Kiemengefäßen hervorzuheben, daß dieses Gefäß nicht senkrecht aufsteigt, sondern entsprechend der Form des Kiemenbogens selbst einen nach vorn konkaven Bogen beschreibt. Die Vereinigung mit der Aorta findet ferner schon eine ganz kurze Strecke hinter der Eintrittsstelle der vorletzten, nämlich der 7. Kiemenvene statt, während bei den übrigen Kiemenbögen die Abstände ungefähr jenem zweier Spiracula gleichkommen.

Wir wenden uns nun der Besprechung der Pars cephalica aortae zu. Während die Aorta in der Region hinter der Ohrblase auf Querschnitten ein weites, nahezu kreisrundes Lumen zeigt, flacht sie sich in der Gegend zwischen den Ohrblasen mehr ab, so daß sie ein ovales Querschnittsbild darbietet (Taf. III, Fig. 6 und 7). Auf einem Schnitt, der gerade durch das Acusticusganglion und den Ductus endolymphaticus geführt ist, finden wir die Aorta plattgedrückt und bereits die nächsten Schnitte lassen an Stelle des unpaaren Gefäßes zwei Gefäßstämme erkennen, welche sich rechts und links der seitlichen unteren Fläche der Chorda anschmiegen. In der ventralen Mittellinie liegt die Schleimhaut des Munddarmes, welche im Bereiche des Kiemendarmes eine Falte bildete, der Rückensaite dicht an. Die beiden Gefäßstämme sind die rechte und linke Carotis dorsalis (Taf. I, Fig. 1 *C. d.*). Sie bilden die direkte Verlängerung der Aorta und daher kann man sie auch als die Pars cephalica aortae bezeichnen. Bis zur Augenregion halten die genannten beiden Gefäße die gleiche Lage seitlich von der Chorda ein. Im Bereiche der Augen jedoch rücken sie an die mediane Kante der Trabekeln (Taf. I, Fig. 1), welche sich vermöge ihrer lyraförmigen Krümmung mit ihren Vorderenden von der Chorda mehr und mehr entfernen. Eine kurze Strecke vor den Enden des Trabekels überkreuzt jederseits die Carotis denselben und ist dann als ein nahezu gerade verlaufendes Gefäß bis zum Geruchsorgan zu verfolgen.

Von der Carotis dorsalis entspringen Gefäße nach der Dorsal- und Ventralseite. Letztere sollen vorerst besprochen werden. Es

handelt sich zunächst um ein Gefäß, welches in das Velum eintritt. Die Feststellung des Ursprunges dieser Arterie aus dem Gefäßstamm und ihr weiterer Verlauf war durch Beobachtung am lebenden Objekte sehr schwierig, weil sich nicht allein die Organe, wie das Auge, die Trabekeln, die Chorda, die Aorta auf einen kleinen Raum zusammendrängen und zum Teil decken, sondern auch weil diese Partie schon in die Tiefe gerückt erscheint; dazu kommt noch das Auftreten von reichlichem Pigmente entlang der Gefäße, welches besonders an Verzweigungsstellen derselben sehr störend wirkt. Aber auch die zur Verfügung stehenden Schnittserien boten in keinem Falle so günstige Bilder dar, welche geeignet gewesen wären, die schwierigen topographischen Verhältnisse dieser Partie des Kopfes befriedigend aufzuklären. In diesem Altersstadium haben die Gefäße noch ein enges Lumen und sind so zartwandig, daß die kontinuierliche Erhaltung des Gefäßverlaufes durch die Konservierung selten gelingt. Es war gerade diese Gefäßpartie, über welche wir bei der ersten Untersuchung im Jahre 1893 eine überzeugende Aufklärung durch Beobachtung der lebenden Larven nicht erhalten konnten. Die nachmalige Wiederholung dieser Untersuchung scheiterte aber an dem Mangel von Untersuchungsmaterial. Erst im Jahre 1901 konnte an Ammocoeten von Petromyzon planeri die fragliche Stelle nochmals einer Prüfung unterzogen werden. Bei dieser Gelegenheit wurden viele Exemplare in dieser Hinsicht untersucht und es ergab sich daraus die Richtigkeit der zuerst gefundenen Tatsache, daß die Spritzlochvene wirklich direkt aus der Carotis dorsalis entspringt.

Die Abzweigung der Vena spiraculi aus der Carotis dorsalis findet an der Stelle statt, wo letztere das Ende des Trabekel erreicht hat und noch medial von diesem liegt. Die Spiracularvene schlägt sich dann um die Trabekelspitze herum und nimmt ihren Verlauf lateral von dem Trabekel in nahezu gerader Richtung nach rückwärts bis dorthin, wo das Trigeminus- und Facialisganglion aneinander stoßen. In dieser Strecke hält das Gefäß nahezu dasselbe Niveau ein wie die Carotis dorsalis, indem es ungefähr in einer Horizontalen liegt, die durch den unteren Rand der Trabekel gelegt wird. Dabei entfernt sich aber die Spritzlochvene von dem Muttergefäß, so daß beide nach rückwärts divergieren. Dies ist dadurch bedingt, daß sich in dieser Region die Munddecke verbreitert und daß das genannte Gefäß von der lateralen Seite her, auf einem Umweg in das Velum eintritt. Letzteres bildet in seiner dorsalen Partie mit der Leibeswand eine Furche, welche nach vorn bis zum Auge reicht.

Diese Furche senkt sich rezessusartig in solchem Grade in der Region hinter dem Augapfel ein, daß sie sich bis nahezu an das Gehirn vorschiebt und mit ihrer tiefsten Partie bis knapp an jenen Punkt heranreicht, wo das Ganglion ophthalmicum und trigemini aneinander grenzen. Das genannte Gefäß findet sich in dem lateralen durch die Leibeswand gebildeten Teil der in Rede stehenden Furche und nach seinem Ursprung aus der Carotis dorsalis liegt es zunächst medial von der Schichte der Musculi constrictores des Munddarmes, sowie von dem Nervus maxillaris trigemini. In der Region der hinteren Grenze des Augapfels durchbricht dann die Vene die Konstriktoren und findet sich hier ventral von dem erwähnten Nervenast.

An jener Stelle, welche durch die Grenze zwischen Trigeminus- und Facialisganglion markiert ist, ändert die Vena spiraculi ihre Verlaufsrichtung, indem sie aus ihrer Richtung parallel zur Körperachse nahezu rechtwinkelig nach der Medialseite hin umbiegt und dicht vor dem Ganglion facialis in horizontalem Verlauf gegen die Anheftungsstelle der Pars medialis veli am Munddache vordringt. Hierbei überkreuzt sie jene Muskelfaserbündel der Velummuskulatur, welche in der Gegend des Facialisganglion und der Ohrblase inserieren. Das Gefäß dringt, um in den medialen Teil des Velums eintreten zu können, bis nahe an den Schädelbalken heran und wendet sich dann auf eine ganz kurze Strecke nach vorn, um schließlich scharf nach der Ventralseite umbiegend in dem Velum in einem seichten, nach vorn konvexen Bogen nach abwärts zu verlaufen. Dieselbe Verlaufsrichtung wie das besprochene Gefäß hat jene Muskelfasergruppe der Pars medialis veli, welche dorsal in der Gegend des Trigeminusganglion inseriert und funktionell dem Musculus adductor der Kiemen und wohl auch morphologisch gleichwertig ist. Das ventrale Ende dieses Gefäßes verbindet sich an der Basis des Velums mit der vor der Pseudobranchialrinne verlaufenden Vene. Da aber die obere Hälfte der Spiracularvene durch kapillare Gefäße mit der Arteria spiraculi in Verbindung steht, so fließt ein Teil des Blutes, welches aus der Carotis dorsalis in die Vena spiraculi eintritt, sofort in die erstere über und gelangt auf diesem Wege gleichfalls in die erwähnte Vene, d. i. die Vena mandibularis, nur mit dem Unterschiede, daß die Verbindung zwischen dieser und der Spiracularararterie dorsal stattfindet.

Wenn wir die beiden eben beschriebenen Velumgefäße, nämlich die Arteria und Vena spiraculi, im Zusammenhang miteinander betrachten, so sehen wir, daß es sich um eine Gefäßverbindung

handelt, die auf dem gleichen Prinzipe beruht wie jene in einem Kiemenbogen. Die Arteria spiraculi ist tatsächlich nichts anderes als ein Gefäßbogen, der aus dem Truncus arteriosus entspringt, und ebenso haben wir die Carotis dorsalis, aus welcher die Spritzlochvene den Ursprung nimmt, als eine Verlängerung und direkte Fortsetzung der Aorta über das eigentliche Kiemengebiet hinaus erkannt. Daher entspricht die genannte Arterie einer Arteria branchialis, während die Vena spiraculi gleichwertig ist mit einer Vena branchialis, indem sie dem Gebiete der Aorta, und zwar ihrem Kopfabschnitt angehört. Daß in jüngeren Entwicklungsstadien im Velum ebenso ein kontinuierlicher Gefäßbogen besteht wie in den anderen Kiemenbögen, hat bereits DOHRN (12) gesehen, nur befand er sich im Irrtum, wenn er annahm, daß dieser Bogen frühzeitig zugrunde gehe. Mit anderen Worten, es handelt sich hier um eine Kiemengefäßbogenbildung innerhalb des Velums und die zugehörige Kiemenspalte müßte zwischen diesem und dem Hyoidbogen liegen. Eine solche Spalte, die Hyomandibular-(Spritzloch-)spalte, fehlt aber dem Ammocoetes und den Cyclostomen überhaupt und wir haben bereits früher in Erfahrung gebracht, daß dieses nicht zum Durchbruch gelangte Spiraculum, d. i. die Spritzlochspalte in der Nische hinter der Ansatzstelle des Velums zu suchen wäre. Das Velum selbst müssen wir also als den Rest einer mandibularen Kiemenbogenbildung betrachten, denn es besitzt die wesentlichen Teile eines echten Kiemenbogens; dies betrifft vor allem den mesodermalen Anteil, und das Bild wird nur durch das Vordringen des Ektoderms in das Gebiet des Entoderms, also durch die Bildung des Stomodaeums beeinträchtigt und gestört.

Nach Feststellung dieser Tatsachen erkennen wir daher, daß das Velum in morphologischer Hinsicht etwa eine der Pseudobranchie der Haifische gleichwertige Kiemenbildung ist[1]), die aber hier als ein automatischer Klappenapparat funktioniert. Infolgedessen kommt den früher besprochenen beiden Gefäßen, der Arteria und Vena spiraculi, nicht mehr eine rein respiratorische als vielmehr eine nutritive Aufgabe zu. Dies geht auch daraus hervor, daß diese beiden Gefäße oxygenes Blut dem Organ zuführen und daß sie sekundär Verbindungen mit dem Venensystem eingegangen haben.

Von dem Punkte aus, wo die Carotis dorsalis die eben beschriebene Vena spiraculi abgibt, findet man den Gefäßzug seitlich

[1]) Durch GOETTE (25) wurde gezeigt, daß die Pseudobranchie der Haifische im Gegensatz zu den Kiemenbildungen des nachfolgenden Visceralbogens eine endodermale Bildung ist.

vom Gehirn, demselben unmittelbar anliegend, jedoch extrameningeal, etwa in der Höhe der großen Gehirnkommissur verlaufend (Taf. I, Fig. 1). Diesen Abschnitt nennen wir Carotis facialis. (Die Eintragung der Bezeichnung wurde in Fig. 1, Taf. I vergessen.) Er zieht von hier in ziemlich gerader Verlaufrichtung bis zum Vorderende des Vorderhirns. An dieser Stelle gibt der Gesichtsast der Carotis in ventraler Richtung und nach vorn 3 Gefäße ab. Zunächst zweigt eine Arterie, die Arteria buccalis, im Umkreis des Mundes ab. Sie steigt nach ihrem Ursprung sofort senkrecht nach abwärts in den Mundring und biegt dann in medialer Richtung und nach hinten um. In der Höhe des Firstes der Zunge gabelt sie sich in mehrere Äste, die aus den tieferen Partien der Mundwand an die Oberfläche aufsteigen und mit einer oberflächlichen Vena facialis in Verbindung treten.

Ein weiterer kleiner Ast der Carotis dorsalis verbreitet sich in der Fläche der Oberlippe und dieser gibt sein Blut ebenfalls an die zuletzt genannte Vene ab (Taf. I, Fig. 1).

Der 3. Ast stellt sozusagen die äußerste Verlängerung der Carotis dorsalis nach vorne vor. Er überkreuzt zunächst das Geruchsorgan und erreicht dann in nahezu gerader Verlaufsrichtung den Lippenrand. In dieser Ausdehnung verlaufen die beiderseitigen Arterien parallel miteinander und in kurzem Abstand von der medianen Mittellinie (Taf. II, Fig. 2). Am Lippenrand selbst formiert das genannte Gefäß zusammen mit einem Endzweig der Arteria lingualis einen Gefäßbogen, den Ramus labialis communicans. Hier findet also wieder eine Verbindung zwischen zwei arteriellen Gefäßen statt. Das Blut dieses Gefäßbogens am Lippenrand findet seinen Abfluß vermittelst kleinerer Gefäßchen in die Vena facialis.

Wenn wir nun die Zweige der Carotis dorsalis und ventralis im Gebiete des Mundringes im Zusammenhang und im Vergleich mit der Anordnung der Kiemengefäßbögen betrachten, so läßt sich nicht verkennen, daß sich auch noch in dem prämandibularen Teil des Kopfes bzw. in der präbranchialen Region Anklänge an Gefäßverbindungen zwischen dem Gebiete des Truncus arteriosus und der Aorta vorfinden, welche den Typus der branchialen bogenartigen Gefäßanordnung besitzen resp. wiederholen. Es ist dies eine Tatsache, deren Deutung im ersten Moment vielleicht etwas tendenziös und gesucht erscheint und für die Dohrn (13) in seiner XV. Studie auch in bezug auf die Haifische Belege zu erbringen in Aussicht stellte. Wenn wir aber bedenken, daß das mesodermale Material dieser

Region im Prinzip dasselbe ist wie in der Kiemenregion, so müssen wir voraussetzen, daß es auch dieselbe Bildungstendenz besitzen muß. Daß diese aber nicht die gleichen Resultate wie in der Branchialregion erzielt, wird durch die Bildung des Stomodaeums und die dadurch verursachte Einschränkung des Kiemendarmes in seiner vorderen Partie verursacht.

Aus der Carotis dorsalis entspringen ferner noch eine Anzahl Gefäße nach der Dorsalseite hin, welchen die Aufgabe zukommt, das Gehirn mit Blut zu versehen und es zu ernähren. Wir wollen die Gehirnarterien der Reihe nach von vorn nach hinten besprechen.

Die Stelle der Auflösung der Carotis dorsalis in Gefäßverzweigungen, von welchen wir einige bereits kennen gelernt haben, ist markiert durch das Vorderende der Chorda dorsalis bzw. der Trabekel. Die arteriellen Gefäße des Gehirns, um welche es sich uns jetzt handelt, entspringen an diesem Punkte und sind dadurch charakterisiert, daß sie im Gegensatz zu den bereits behandelten Arterien der Kopfregion innerhalb der Meningen liegen und verlaufen. Es sind zunächst zwei Hauptgefäßzüge, welche die Versorgung des Gehirns mit oxygenem Blute bewirken und sich in dieser Aufgabe derart teilen, daß das Verbreitungsgebiet des einen Gefäßstammes die vordere Gehirn-, das des anderen hingegen die hintere Gehirnpartie betrifft. Wir wollen diese beiden Stämme den Ramus anterior und posterior der Carotis cerebralis nennen. Letztere stellt im vorliegenden Falle eigentlich kaum einen selbständigen Gefäßstamm dar, indem der Ramus anterior und posterior der Carotis cerebralis an demselben Punkt aus der Carotis dorsalis entspringt und dann sofort den Verlauf nach entgegengesetzten Richtungen nimmt. Für diesen ganz kurzen Gefäßabschnitt haben wir nur mit Rücksicht und im Vergleich mit den Verhältnissen bei den Haifischen den Terminus Carotis cerebralis in Anwendung gebracht und letztere stellt nur sozusagen die Einbruchspforte in das intrameningeale bzw., wenn wir die Wirbeltiere von den Selachiern aufwärts im Auge haben, intercraniale Gebiet dar.

Der Ramus anterior der Carotis cerebralis verläuft an der Ventralseite des Gehirns in geringem Abstand von der ventralen Mittellinie desselben gegen das Vorderende des Gehirns. Bei Beobachtung des lebenden Objektes in der Seitenlage scheint das Gefäß die ventrale Kontur des Gehirns zu bilden und steigt an dem Großhirn bis zu jenem Punkte empor, welcher durch eine starke Epithelverdickung der Hinterwand des Nasensackes markiert ist.

An dieser Stelle findet eine Kommunikation mit dem gleichen Gefäß der Gegenseite statt und das Blut tritt dann in einen venösen Gefäßzug der Vena capitis lateralis ein, der dem Gebiete der Vena cardinalis anterior angehört.

Der Ramus anterior löst sich in drei Gefäße auf. Zunächst gibt er eine Arterie ab, welche von der Gehirnbasis in nahezu senkrechter Richtung gegen das Pinealorgan aufsteigt; es ist dies die Arteria cerebri media (Taf. I, Fig. 1, *A. c. m.*). In der Furche, welche das Pinealorgan von dem Gehirn trennt, angelangt, teilt sich das Gefäß in zwei das erwähnte Organ in seiner Circumferenz umgreifende Äste, die mit der Vena capitis lateralis in Verbindung treten. Ein weiterer Zweig entspringt aus dem Ramus anterior an jener Stelle, wo sich der Lobus olfactorius von dem übrigen Großhirn durch eine seichte Furche absetzt, diesen Zweig nennen wir Arteria lobi olfactorii (Taf. I, Fig. 1, *A. l. o.*) und die Fortsetzung des Ramus anterior an der Vorderfläche des Großhirns ist die Arteria cerebri anterior (Taf. I, Fig. 1, *A. c. a.*).

Der Ramus posterior der Carotis cerebralis nimmt seine Richtung nach rückwärts und verläuft ebenfalls wie der Ramus anterior an der ventralen Fläche des Gehirns, und zwar hier in einer Rinne, welche durch das Gehirn und die Chorda dorsalis gebildet wird (Taf. I, Fig. 1, Taf. III, Fig. 6, 7 u. 8). Dieser Ast reicht bis über das Gebiet der Ohrblase hinaus. Sofort an seiner Ursprungsstelle gibt der Ramus posterior die Arteria ophthalmica ab (Taf. I, Fig. 1, *A. oph.*), welche an dem Gehirn gegen den Vorderrand des Augapfels aufsteigt und sich einerseits in einen den Bulbus mit Blut versehenden Ast und andrerseits in einen zweiten mit dem Pinealorgan in Beziehung tretenden Zweig teilt. In einigen Fällen wurde beobachtet, daß die Arteria ophthalmica weiter oben aus dem Ramus posterior ihren Ursprung nahm und dann in schräger Richtung gegen den Augapfel verlief.

Eine weitere Arterie des Ramus posterior ist die Arteria plicae encephali (Taf. I, Fig. 1, Taf. II, Fig. 2, *A. pl. e.*). Ihr Ursprung ist durch jene Stelle markiert, wo das Ganglion ophthalmicum und trigemini aneinanderstoßen. Sie steigt hier in der äußerlich am Gehirn vorhandenen Furche, welche durch die Querfaltung der Wand des Gehirnrohres, d. i. durch die Plica encephali, gebildet wird, bis zur dorsalen Fläche des Gehirns empor und teilt sich hier in einen nach vorn und einen nach rückwärts verlaufenden Ast, wodurch auch dieses Gefäß mit dem Sammelgebiet der Vena capitis lateralis in Verbindung tritt.

Der Rest des Ramus posterior löst sich dann sowohl im Bereiche der Ohrblase resp. im Gebiete des ersten Myotoms als auch hinter dem Gehörorgan, d. i. im zweiten und dritten Myotom, in eine größere Anzahl kleiner Gefäßzweige auf, welche besonders die Kleinhirnpartie in Form von parallel verlaufenden Blutbahnen mit Blut versehen. Die Summe der im Bereiche des Cerebellums verteilten Zweige des Ramus posterior entsprechen wohl der Arteria cerebelli und jene Gefäßchen in der Gegend des Nachhirns der Arteria occipitalis.

An dieser Stelle sei die Bemerkung eingeschaltet, daß man bei längerer Beobachtung eines Tieres nicht selten das plötzliche Auftreten von neuen Gefäßen in der Gehirnregion neben den typischen hier beschriebenen sehen kann. Solche Ammocoetes waren dann gewöhnlich schon matt und das Herz zeigte eine sehr herabgesetzte Tätigkeit. Man sah dann nicht Blutlakunen, sondern neue Blutstraßen von den Gehirnarterien aus ausgehen.

Unter den Autoren, welche über das Blutgefäßsystem des Ammocoetes Angaben gemacht haben, ist Julin (53) der einzige, welcher den Verlauf des Hauptzuges der Carotis dorsalis beschrieben hat. Die Verzweigungen derselben konnte er jedoch nicht verfolgen. Über den Ursprung der Aorta und der Carotiden finden wir ferner bei Dohrn (12) in seiner XIII. Studie, pag. 260, hervorgehoben, daß auch beim Querder die Aorta doppelt angelegt wird und daß die beiderseitigen Aortenanlagen frühzeitig verschmelzen. Gegenüber den eigentlichen Fischen bestehe insofern ein Unterschied, als dem Ammocoetes ein Circulus cephalicus fehle.

Wir wenden uns nun der Beschreibung desjenigen Teiles der Aorta zu, dessen Ausdehnung durch die Region der Leibeshöhle bestimmt ist und den wir Pars abdominalis aortae bezeichnen.

In bezug auf die Topographie ist zu bemerken, daß die Aorta unmittelbar hinter dem Kiemendarm nicht direkt der ventralen Fläche der Chorda anliegt, wie dies in der Branchialregion der Fall ist, sondern daß sie von jener durch dazwischen gelagertes Bindegewebe getrennt ist (Taf. III, Fig. 10, 11 u. 12, *Ao*). Aber bereits in der Nierenregion legt sich die Aorta wieder dicht der ventralen Fläche der Chorda an und hält diese Lage bis zum hinteren Ende der Leibeshöhle inne. Knapp hinter der Kiemenregion finden sich rechts und links von der Aorta die vordereren Kardinalvenen der beiden Seiten, welche sich aber auf ihrem Wege durch die Nieren zum Herzen von ihrer ursprünglichen horizontalen Verlaufsrichtung mehr und mehr entfernen. In der Ausdehnung von der Kopfniere

bis zur caudalen Grenze der Leibeshöhle wird die Aorta von der hinteren Kardinalvene und dem WOLFFschen Gang jeder Seite begleitet. Eine Art Fettgewebe hüllt die erwähnten Gefäße ein und erfüllt auch den Zwischenraum zwischen den beiden Kardinalvenen, so daß die Rumpfaorta gegen die Leibeshöhle hin von einer dicken Schicht dieses Gewebes bedeckt ist. Hierdurch und durch den Umstand, daß sich im Bereich der Gefäße sehr viele Pigmentzellen gehäuft finden, wird die Beobachtung dieser Verhältnisse am lebenden Objekte sehr erschwert. Im vorderen Teil der Rumpfregion hat die Aorta naturgemäß den größten Querschnitt und nach rückwärts verjüngt sie sich in dem Maße, als sie Gefäße abgibt.

Von der Aorta entspringen Gefäße in ventraler und dorsaler Richtung. Erstere sind Darmgefäße, und zwar die Arteria mesenterica (Taf. I, Fig. 1 u. Taf. III, Fig. 12, *A. mes.*) und die Arteriae rectocloacales (JULIN). Die nach der Dorsalseite hin verlaufenden Gefäße sind die segmentalen Arterien, welche zur Ernährung des Rückenmarks dienen und von JULIN als Arteriae parietales bezeichnet werden.

Das größte Gefäß unter den Darmgefäßen sowie überhaupt unter den aus der Aorta entspringenden Gefäßen ist die Arteria mesenterica. Sie verläßt die Rumpfaorta ungefähr in der Gegend zwischen dem 15. und 16. Myotom und steigt zwischen den Kardinalvenen nach rückwärts herab gegen den Darm, wobei sie ihren Weg durch das rechte Lebermesenterium nimmt. Dieses Verhältnis demonstriert der Querschnitt Fig. 11 *A. mes.*, Taf. III, an dem ersichtlich ist, wie der rechte Rand der Leber durch ein Mesenterium an der ventralen Mittellinie der Aorta befestigt ist, während der Ösophagus in dieser Region kein solches Aufhängeband besitzt. Aber auch dieses Lebermesenterium hat nur eine kurze Ausdehnung in caudaler Richtung. Die Darmarterie ist dann in der Ausdehnung, wo ein Lebermesenterium fehlt, der medialen Fläche des rechten den Darm überragenden Leberlappens angewachsen. Im weiteren Verlauf nach rückwärts und ungefähr in der Region knapp hinter der Gallenblase nähert sich dies Gefäß mehr und mehr der Mittellinie. Es überkreuzt dabei den Ösophagus dorsal und gelangt schließlich am Übergang des letzteren in den Dünndarm auf die linke Seite desselben. Auf diesem Wege bis zum Beginn der Darmfalte wird die Arteria mesenterica von dem Gallengang [1]) begleitet.

[1]) Der Gallengang ist, wie man sich durch Beobachtung am lebenden Tiere überzeugen kann, mit einem Wimperepithel ausgekleidet.

gleitet, welcher dorsal vom Gefäß verlaufend demselben dicht anliegt und auch dorsal von demselben in den Darm einmündet (Taf. I, Fig. 1, *D. chol.*).

Von der Einmündungsstelle des Ductus choledochus in den Darm erstreckt sich bis zu seinem Ende eine typhlosolisartige Darmfalte, welche in den untersuchten jungen Stadien noch wenig ausgebildet ist, dagegen bei erwachsenen Ammocoetes weit in den Darm vorspringt. SHIPLEY (107) und GOETTE (23) haben gezeigt, daß die erwähnte Falte ursprünglich dorsal am Darme liegt und erst später durch eine Drehung des letzteren auf dessen linke Seite gelangt. Letztere Tatsache ist insofern von Wichtigkeit, als wir hierdurch imstande sind, die Lage der Darmgefäße richtig zu bestimmen. Die Arterie ist nämlich in diese Darmfalte eingelagert und genau gegenüber an der ventralen Seite des Darmes verläuft die Vena subintestinalis (Taf. III, Fig. 12, *A. mes., V. s.*). Es läßt sich daher erkennen, daß ursprünglich das arterielle Darmgefäß entlang der dorsalen Medianlinie und das venöse Gefäß entlang der ventralen Mittellinie des Darmes verlief. Wie man sich durch Beobachtung lebender Querder überzeugen kann, scheint die Fähigkeit, den Darm aktiv drehen zu können, eine Funktion desselben zu sein, denn man findet an demselben Objekt die Arteria mesenterica bald in einer Lage nahe der dorsalen Mittellinie, bald in einer ausgesprochen ventralen Verlaufsrichtung. Die Rotation des Darmes ist dadurch ermöglicht, daß derselbe kein Mesenterium besitzt.

Die Arteria mesenterica liegt im Grunde der Darmfalte dem Darmepithel dicht an und nach außen ist das Gefäß von einer Schicht dichtgedrängter Zellen umhüllt, welche einen lymphoiden Charakter besitzen (Taf. III, Fig. 12, *A. mes.*).

Von ihrem Ursprung aus der Aorta bis zu jener Stelle, welche durch die Einmündung des Gallenganges in den Darm gekennzeichnet ist, gibt die Arteria mesenterica keinerlei Gefäße ab und erst knapp vor diesem Punkte entspringt je ein Gefäßast an der Dorsal- und Ventralseite aus derselben. Ersterer zieht dabei unterhalb des Gallenganges weg. Beide Äste laufen in einigem Abstand parallel mit dem Stammgefäß in caudaler Richtung und stehen einerseits mit dem letzteren durch zahlreiche quere Anastomosen und andrerseits auch mit dem Gebiete der Subintestinalvene durch Quergefäßchen in Verbindung. Das caudale Ende der Arteria mesenterica sowie ihre beiden Nebenäste treten, nachdem sie sich zu recht dünnen Gefäßen verjüngt haben, in der Aftergegend in Beziehung zu dem Wurzelsystem einerseits der Vena subintestinalis, andrerseits

der Vena cardinalis posterior. Im Bereiche des Enddarmes besteht auch noch ein arterieller Zufluß durch ein unpaares Gefäß, die Arteria recto-cloacalis, welche aus der Aorta entspringt und sich am Enddarme mit mehreren Ästen ausbreitet, um schließlich mit den Endzweigen der Subintestinalvene in Verbindung zu treten (Taf. I, Fig. 1, *A. mes. V. s.*).

In der Literatur finden wir bereits bei Rathke (86, pag. 89) Angaben über das Darmgefäßsystem des Querders. Dieser Autor fand ein der Spiralfalte eingelagertes Gefäß, d. i. die Arteria mesenterica, ohne aber deren Natur als Darmarterie erkannt zu haben. Schneider (102, pag. 90), der nur erwachsene Ammocoetes untersuchte, bemerkt, daß sich die Äste der Arteria mesenterica, sobald sie die Darmfalte verlassen haben, in Blutkavernen auflösen. An einer anderen Stelle vergleicht derselbe Autor (102, pag. 92) das Gefäßsystem des Querders mit dem der Pricke und er sagt bezüglich dessen: „Die Coeliaca (= A. mesenterica) der Pricke geht nicht wie bei Ammocoetes sogleich in die Kapillaren über, sondern besitzt quere Äste, welche wieder in sekundäre, nach vorn und hinten gerichtete Längsäste auslaufen.“ Somit scheint das System der Darmarterien des Ammocoetes durch die Verwandlung desselben zum Petromyzon keine wesentliche Veränderung zu erleiden, denn die von Schneider geschilderten diesbezüglichen Verhältnisse bei der Pricke stimmen mit jenen von uns dargelegten bei Ammocoetes im wesentlichen überein. Goette (23) hat den Ursprung und den Verlauf der Arteria mesenterica beschrieben. Nach seinen Beobachtungen verläuft gleichzeitig mit der genannten Arterie auch noch ein zweites Gefäß in der Spiralfalte, das schon Rathke gekannt haben soll. Nach unseren Beobachtungen sowohl des lebenden Objektes als auch nach Durchmusterung von Schnittserien existiert kein solches zweites Gefäß bei ganz jungen Larven. Ferner glauben wir nach Durchlesung der betreffenden Stelle bei Rathke (86, pag. 100), daß Goette letzteren Autor mißverstanden hat, denn jener spricht von einem Gefäß, das unzweifelhaft nur die Subintestinalvene sein kann. An einer anderen Stelle nennt Rathke (86, pag. 89) ausdrücklich nur einen in der Spiralfalte verlaufenden und mit Blut gefüllten Kanal. Nach Schneider (102, pag. 92) enthält allerdings die Darmfalte des Petromyzon, „aber, wie er sagt, abweichend von Ammocoetes, eine starke Darmvene, welche aus der Darmfalte unmittelbar als Pfortader in die Leber tritt, was wegen der veränderten Lage der Leber möglich ist“. Nestler (79, pag. 29 und 30) fand in der Darmfalte des Ammocoetes nur ein Gefäß, welches er Arteria

coeliaca nennt. Den Verlauf der Arteria recto-cloacalis hat bereits JULIN (53, pag. 792) ausführlich beschrieben.

Bis zum 7. Myotom wird das Rückenmark durch die Endverzweigungen des Ramus posterior der Carotis cerebralis mit arteriellem Blute versehen. Von dem oben genannten Myotom an entspringen aus der Aorta segmental angeordnete Gefäße[1]), die Arteriae parietales, welche für das Rückenmark die Bedeutung von nutritiven Arterien haben.

Die in Rede stehenden Gefäße verlassen an jenen Stellen, welche durch die Myosepten markiert sind, die Aorta und steigen, die Chorda umgreifend und derselben dicht anliegend, zwischen dieser und dem Seitenrumpfmuskel in den Ansatzlinien der Myosepten senkrecht empor. Dabei überkreuzen sie naturgemäß die Vena cardinalis posterior an der medialen Seite. Die Endverzweigung der Arteriae parietales findet nun in der Weise statt, daß dieselben an der Basis des Rückenmarkes, in der Mitte und an der oberen Kante desselben nach vorn und hinten horizontal verlaufende Zweige abgeben, welche intrameningeal gelagert sind. Die an der dorsalen Rückenmarksfläche verlaufenden Äste der Vertebralarterien stellen kollaterale Verbindungen der einzelnen Arterien untereinander dar, während die seitlich am Rückenmark und an dessen Basis befindlichen Arterienzweige in die Vertebralvenen einmünden.

Der 4. Abschnitt der Aorta ist die Pars caudalis. Diese reicht von der Aftergegend bis nahezu zum Ende der Chorda dorsalis. Letztere überragt das Gefäß um ein Geringes mit ihrem schwach nach abwärts gebogenen Endabschnitt. Die Schwanzaorta geht entweder direkt über in die unter ihr verlaufende Vena caudalis, oder aber, wie dies einigemal beobachtet wurde, es gabelt sich die Aorta, so daß der Übergang zwischen den beiden Gefäßen durch zwei Äste vermittelt wurde. Dort, wo sich die Umbiegungsstelle aus dem arteriellen Gefäß in das venöse befindet, erstreckt sich das erstere als ein kleiner kurzer Blindsack bis nahezu an das Chordaende. An Quer- und Sagittalschnitten findet man das Lumen dieses Gefäßdivertikels eng und dessen Wand dick und von zahlreichen

[1]) Während der relativ kurzen Zeit, während welcher uns das lebende Untersuchungsmaterial zur Verfügung stand, mußten wir uns hauptsächlich mit den Gefäßverhältnissen des Kopfes beschäftigen und für andere Gefäßgebiete, wie die des Rumpfes, Schwanzes etc., blieb infolgedessen wenig Gelegenheit zur Beobachtung. Speziell was die Vertebralgefäße betrifft, liegt uns eine einzige Skizze vor und ist uns nach so vielen Jahren leider nicht mehr erinnerlich, ob das Dargestellte ein ganz normales Verhältnis betrifft.

Zellen gebildet. Es liegt hier ein analoges Verhältnis vor wie bei den vom Seitenrumpfmuskel ausgehenden Muskelknospen und am Aortaende kann man daher von einer Gefäßknospe reden. In der Ausdehnung des Schwanzes sind in den untersuchten Stadien noch keine segmentalen Gefäße entwickelt (Taf. III, Fig. 13).

IV. System der Körpervenen. Ähnlich wie bei den Arterien kann man auch bei den Venen zwei Hauptzüge unterscheiden, und zwar einen ventral am Darm verlaufenden, die Vena subintestinalis, und einen dorsal vom Darm sich über die ganze Körperlänge erstreckenden Gefäßzug, d. i. die Vena cardinalis anterior, posterior und die Vena caudalis. Der ventrale Venenzug der Subintestinalvene erfährt im Bereiche des Kiemendarmes noch einen Zufluß durch die Vena jugularis ventralis. Alle diese genannten Hauptvenen münden in den Sinus venosus ein.

Vena subintestinalis. Dieser Venenzug ist dadurch besonders charakterisiert, daß er der Wandung des Darmes angehört, während die übrigen venösen Hauptgefäße in der Leibeswand eingebettet liegen. Auch seine Genese ist eine besondere. Wie GOETTE (23, pag. 78) gezeigt hat, ist die Subintestinalvene überhaupt das erste auftretende Gefäß des Ammocoetes, welche Tatsache den bisher allgemein gültigen Anschauungen entspricht, in dieser Vene nebst der Aorta das phyletisch älteste Gefäß zu erblicken.

In dem vorliegenden Stadium ist die Vena subintestinalis keineswegs mehr ein kontinuierlicher Gefäßzug, sondern es haben schon infolge funktioneller Momente Veränderungen Platz gegriffen, wodurch diese Vene in mehrere Abschnitte zerfällt. Zunächst ist jener Teil zu nennen, der in der Darmwand verläuft, und dieser ist die Vena subintestinalis im engeren Sinne. Das zentrale Ende desselben tritt in die Leber ein, wo sich das Gefäß in ein Kapillarsystem auflöst. Dieser Abschnitt ist in Übereinstimmung mit den Verhältnissen bei höheren Vertebraten als Vena portae zu bezeichnen. Aus dem Zusammenfließen der kapillaren Lebergefäße entsteht ein 3. Gefäßabschnitt, die Vena hepatica, welche in den Sinus venosus einmündet und als das vordere Ende der Subintestinalvene betrachtet zu werden pflegt (Taf. I, Fig. 1 u. II, 3, *V. s.*, *V. p.*, *V. h.*).

Wie schon früher erwähnt, ist die Vena subintestinalis ursprünglich in der ventralen Mittellinie des Darmes zu suchen, aber durch eine Torsion des Darmes kommt die Vene in eine seitliche Lage, und zwar auf die rechte Seite des Darmes zu liegen. Eigentlich beschreibt die Vene auf ihrem Verlaufe entlang des Darmes

eine Spiraltour, indem sie in dem hinteren Abschnitt desselben eine mehr dorsale Lage und erst nach vorn mehr und mehr eine ausgesprochen laterale Verlaufsrichtung einnimmt.

Das Wurzelgebiet der Vena subintestinalis liegt am Übergang des Mitteldarmes in den Enddarm. Hier setzt sie sich mit mehreren Endästchen einerseits mit den Endverzweigungen der Arteria mesenterica, andrerseits mit der rechten und linken hinteren Kardinalvene in Verbindung. Die Hauptmasse des Blutes gelangt aber aus der Mesenterica im ganzen Bereiche des Dünndarmes durch zahlreiche um den Darm zirkulär verlaufende Gefäße in die Darmvene und nur im Anfangsabschnitt des Mitteldarmes mündet in dieselbe ein einzelner starker Venenstamm, der aus dem Zusammenfluß zahlreicher kleiner Gefäße hervorgeht (Taf. I, Fig. 1, Taf. II, Fig. 3 u. 4). Vor der Einmündungsstelle dieses größeren Venenzuflusses beschreibt die Vene eine flachen Bogen nach abwärts, überkreuzt dabei die durch eine leichte Einschnürung markierte Übergangsstelle zwischen Ösophagus und Darm, um dann in die Leber an ihrer dorsalen Fläche einzutreten und sich innerhalb des genannten Organes in ein venöses Kapillarsystem aufzulösen. Das letzte Stück der Vena subintestinalis, welches nach rückwärts etwa durch jenen früher erwähnten starken venösen Zufluß begrenzt erscheint, kann man als Vena portae bezeichnen. Nach ihrem Eintritt in das Lebergewebe zerfällt die Pfortader zunächst in 2—3 schwächere Äste, die sich weiterhin in feinere Zweige und schließlich in die kapillaren Blutbahnen teilen.

Den Verlauf der Pfortader und ihrer Ausbreitung in der Leber kann man am lebenden Objekte am besten beobachten, wenn dasselbe seine rechte Körperseite dem Beschauer zuwendet (Taf. II, Fig. 4). Für das Studium der Vena hepatica ist dagegen die linke Körperseite die maßgebende. Aus dem kapillaren Venennetz der Leber sieht man dann 3—4 Gefäßäste hervorgehen, die sich zu einem Gefäß, der Vena hepatica, vereinigen. Diese Vereinigung geschieht an dem vorderen unteren Rande der Leber und an dieser Stelle tritt auch die Lebervene zutage, welche nach der Dorsalseite umbiegt und nach kurzem Verlaufe in den Sinus venosus einmündet. Das Kapillarnetz ist innerhalb der Leber so reich entwickelt, daß dieselbe, wie Goette (23) treffend bemerkt, mit einem Badeschwamm zu vergleichen ist.

Soweit dies am lebenden Objekte durch direkte Beobachtung der Blutgefäße möglich war, trachteten wir auch das allmähliche Auftreten derselben festzustellen. Das früheste Stadium, welches

eine solche Untersuchung erlaubte, war 5 *mm* lang und 15 Tage alt, vom Tage der Besamung an gerechnet. In diesem Alter erschwert der alle Gewebe durchsetzende Dotter ungemein die Feststellung der Gefäßverläufe und es war nur möglich, das Vorhandensein der vorderen Kardinal- und der Subintestinalvene festzustellen. Letztere nahm am Darme eine ausgesprochen ventrale Lage ein. An der Stelle, wo die Vene den hinteren Rand der Leber traf, wendete sie sich in einem flachen Bogen nach oben, indem sie sich der rechten seitlichen Leberkante anlagerte, um direkt ohne vorherige Verzweigung in den rechten Ductus Cuvieri einzumünden. Dieser Endabschnitt der Darmvene entspräche der rechten Vena omphalo-mesenterica, während die linke in diesem Altersstadium schon geschwunden zu sein schien. An der rechten oberen Leberkante konnte man an jener Stelle, wo später die Gallenblase liegt, eine Einbuchtung des genannten Leberrandes sehen. In dem Leberparenchym selbst war weder bei Beobachtung des lebenden Objektes, noch an Schnittserien eine Spur von Gefäßen zu finden. In diesem Zustand verharrten die Larven weitere acht Tage, während welcher das in den Geweben deponierte Dottermaterial mehr und mehr resorbiert wurde, so daß hierdurch das direkte Beobachten der lebenden Ammocoetes etwas erleichtert war. Am 21. Tage bei zirka 7 *mm* langen Larven wurden das erstemal ganz feine Blutbahnen gesehen, welche an der Stelle aus der Subintestinalvene entsprangen, wo diese an den hinteren Leberrand herantritt, und diese durchsetzten das Leberparenchym in longitudinaler Richtung. An dem vorderen Leberrand mündeten jene Kapillaren in die Vena jugularis ventralis, bzw. zugleich mit dieser in den Sinus venosus. Leider weist hier unsere Untersuchung eine Lücke auf, indem nach Verlauf eines einziges Tages, an welchem diese Verhältnisse nicht untersucht wurden, bereits jene Zustände angetroffen wurden, wie sie in Fig. 1, 3 u. 4, Taf. I u. II dargestellt sind. Aber es läßt sich dieser Zustand aus den geschilderten Tatsachen ableiten und es zeigt sich daher, daß die Vena hepatica unabhängig von der linken Darmlebervene entsteht und sozusagen eine neue Bildung darstellt. Es scheinen sich demnach in dem Parenchym der Leber neue Blutbahnen, welche das System der Pfortaderkapillaren darstellen, zu bilden. Diese Kapillaren hätten somit eigentlich nichts mit der Subintestinalvene zu tun. Aber auch die rechte Darmlebervene geht in jener Ausdehnung, soweit sie in den erwähnten frühen Stadien entlang des rechten oberen Leberrandes verläuft, d. i. bis zur ursprünglichen Einmündung in den rechten Ductus

Cuvieri zugrunde und die Pfortaderkapillaren entspringen aus ihr an jener Stelle, wo sie auf das Hinterende der Leber trifft (Taf. II, Fig. 4).

Den Verlauf der eben besprochenen Subintestinalvene hat bereits Rathke (86, pag. 100) beschrieben und diese Angaben fanden dann durch Schneider (102, pag. 90) eine weitere Ergänzung. Goette (23, pag. 79) fand, daß sich das Subintestinalgefäß zunächst durch Gabelung des cranialen Endes in zwei Äste, welche er Darmlebervenen (Venae omphalo-mesentericae der Selachier) nennt, mit dem Sinus venosus verbindet. Der linke Ast verliert dann aber seinen Zusammenhang mit der Subintestinalvene und wird zur Vena hepatica. Der rechte Ast dagegen besteht noch eine Zeit als direkte Verbindung der Darmvene mit dem Sinus venosus, verliert aber nachher den Zusammenhang mit dem Sinus. So entstünde also aus der rechten Darmvene die Vena portae und aus der linken die Vena hepatica. Unsere eigenen Beobachtungen am lebenden Objekte decken sich, wie dies aus dem oben Mitgeteilten bezüglich der Entstehung der Lebervenen hervorgeht, nicht mit den Angaben Goettes und dies betrifft besonders die Bildung der Vena hepatica, welche wir als eine neue Bildung kennen gelernt haben. Hierbei möge noch besonders auf den Umstand hingewiesen werden, daß die Subintestinalvene in ihrem primären Zustande mit den beiden Schenkeln, d. s. die rechte und linke Darmlebervene, in den Ductus Cuvieri einmündete, während die Vena portae eine ausgesprochen ventrale Lage und Einmündungsstelle in den Sinus venosus besitzt.

Vena cardinalis anterior, posterior und Vena caudalis. Die drei genannten Venen bilden dorsal vom Darme und ventral bzw. lateral von der Chorda dorsalis einen einheitlichen Venenzug, der in der Ausdehnung des Darmes paarig, im Bereiche des Schwanzes unpaar ist.

Die Vena cardinalis anterior hat ihr morphologisches Vorderende in einer Region, die durch das Vorderende der Ohrblase bestimmt ist und ihr caudales Ende ist durch die Stelle gegeben, wo sie in den Ductus Cuvieri einmündet; dieser Ort entspricht dem Gebiete des 15. Myotoms.

Der in Fig. 7 *V. c. a.*, Taf. III abgebildete Schnitt demonstriert zunächst in der Gegend der Ohrblase die Lage der Vene. Sie liegt hier zu beiden Seiten der Aorta in einer seichten Falte, welche das Epithel des Munddarmes bildet. Der Vene aufgelagert ist eine Muskelpartie, die dem Seitenrumpfmuskel angehört. Letz-

terer zeigt hier ein besonderes Verhalten. Er erscheint in drei Partien geteilt. Zwei dieser Partien liegen lateral von der Ohrblase (Taf. III, Fig. 6 u. 7), der dritte Abschnitt findet sich, wie erwähnt, medial von dieser. Dieses Verhältnis ist mit der Genese derselben in Zusammenhang zu bringen. Dadurch nämlich, daß sich die Ohrblase von dem ektodermalen Epithel als ein Säckchen abschnürt, dringt sie in das parachordale Muskelband und spaltet dieses in die erwähnten drei Partien, welche in der Gegend hinter dem Gehörorgan (wohl zutreffender Statolithenorgan genannt) noch miteinander in Zusammenhang stehen (Taf. III, Fig. 8). In der besprochenen Region tritt die Kardinalvene auch zu Nerven in topographischer Beziehung, und zwar sind es der Nervus hyomandibularis und der Ramus ventralis (branchialis) des Glossopharyngeus. Beide Nerven überkreuzen die Vene in ihrem Verlaufe unter der Ohrblase in der Weise, daß sie dieselbe von außen her umgreifen.

Im Anschlusse an die Beschreibung, welche die Verlaufsrichtung des subotischen Stückes der Kardinalvene betrifft, wollen wir nun den Verlauf der Vene vom Glossopharyngeusganglion bis zur hinteren Grenze des 2. Myotoms besprechen. Die Lagebeziehung der Vene zur Chorda und Aorta verändert sich hier insofern gegen früher, als sich das venöse Gefäß mehr und mehr von der Aorta entfernt und an der Chorda hinaufrückt. Während vom 3. Kiemenbogen an die Kardinalvene immer oberhalb des Kiemenknorpelbogens wegzieht, verläuft sie beim Glossopharyngeusbogen unterhalb der Knorpelspange weg. Ferner ist hier von Interesse das Verhältnis der Vene zum Vagus und seinen Ganglien. Sein Ganglion laterale ist der dorsalen horizontalen Knorpelspange des Glossopharyngeusbogens aufgelagert und das vordere Ende dieses Ganglions drängt sich mit einem ventralen Fortsatz zwischen die später noch zu besprechende Vena capitis lateralis und die Chorda hinein. Aus diesem Ganglienteil entspringt der branchiale Ast des Vagus, welcher die letztgenannte Vene medial umgreifend, dann lateral von der infraotischen Muskelportion des 2. Myotoms verläuft. Im Niveau der Kardinalvene angelangt, biegt der Nerv nach hinten um, wobei er in eine Rinne an der ventralen Fläche des eben erwähnten Muskels eingebettet erscheint (Taf. III, Fig. 8, *Glg. ep. br.*). Auf diese Weise ist der branchiale Vagusast in eine laterale Lage von der Vene gelangt, welche er in seiner ganzen Ausdehnung beibehält. An der hinteren Grenze des 2. Myotoms nimmt dann die Kardinalvene die Vena capitis lateralis auf, wodurch sich ihr Lumen plötzlich um mehr als das Doppelte vergrößert.

Der restliche Teil der vorderen Kardinalvene reicht vom 2. bzw. 3. Myotom bis zum 13. Myotom. In dieser Ausdehnung verläuft die Vene in gerader Richtung jederseits oberhalb des Kiemenkorbes lateral von der Aorta als ein weitlumiges Gefäß, das das Blut der segmentalen parietalen Venen und ferner einen Teil des Blutes des oberflächlichen Venensystems des Kiemenkorbes aufnimmt. Das hier vorliegende topographische Verhältnis ist folgendes. Ein zwischen zwei Kiemenspalten geführter Querschnitt zeigt einen medial durch die Chorda, lateral durch den Seitenrumpfmuskel und ventral durch die Kiemendarmschleimhaut begrenzten dreieckigen Raum und in diesem erscheint die Kardinalvene eingebettet. Lateral von ihr verläuft, wie schon erwähnt, der Ramus branchialis vagi. In einem Schnitt, welcher einen Kiemenbogen speziell, den Kiemenbogenknorpel getroffen hat, finden wir die Vene der Knorpelspange aufgelagert und dadurch erscheint jene von der Schleimhaut des Kiemendarmes abgedrängt (Taf. III, Fig. 9, *V. c. a.*).

An der vorderen Grenze des 12. Myotoms angelangt, ändert sich das Lagerungsverhältnis der Vene insofern, als sie hier in Beziehung zur Leibeshöhle tritt. Dies wird dadurch bewirkt, daß sich das caudale Ende des Kiemendarmes trichterförmig verengt (Taf. I, Fig. 1). Infolgedessen erstreckt sich die Leibeshöhle oberhalb und unterhalb des Endabschnittes des Kiemendarmes in das Gebiet desselben hinein. In diesem Abschnitte kommen sowohl die Aorta als auch die beiderseitigen Kardinalvenen, welche an ihrer ventralen Fläche von Peritoneum überkleidet sind, in der Leibeshöhle zu liegen.

Vom 14. Myotom an wird die Verlaufsrichtung der Kardinalvene dadurch eine andere, daß sie sich in einem Bogen ventral gegen den Sinus venosus wendet. Dieses letzte Stück der Vene ist in das Parenchym der Niere eingebettet. Der Bogen, den das Gefäß in seinem Verlauf durch das Nierenorgan beschreibt, ist bald mehr, bald weniger flach. In letzterem Falle verlief die Vene bis an das Ende des 14. Myotoms und bog dann unter einem nahezu rechten Winkel nach abwärts um. In bezug auf dieses Verhältnis bestehen übrigens auch Verschiedenheiten, wenn man die rechte und linke vordere Kardinalvene eines und desselben Tieres vergleicht. Auf der linken Seite beschreibt das Gefäß meist einen flacheren Bogen als auf der rechten. Die Ursache dieser Ungleichheit werden wir später besprechen.

Wir wollen nun das Verzweigungsgebiet der vorderen Kardinalvene kennen lernen. Als das morphologische Vorderende der-

selben betrachten wir jene Stelle, wo in dieselbe in der Region knapp vor der Ohrblase die Vena cerebri media einmündet. Nebst diesem Gefäß vereinigt sich hier mit der Vena cardinalis anterior auch noch die Vena facialis, ferner die Vena veli dorsalis und endlich eine unmittelbar vor der Pseudobranchialrinne und parallel zu ihr verlaufende Vene. Ferner mündet an der Grenze des 2. und 3. Myotoms die Vena jugularis dorsalis in den genannten Venenzug ein und schließlich sind die parietalen Venen zu nennen, die ihr das Blut aus dem Rückenmarkgebiete zuführen.

Die Vena facialis, die Vena veli dorsalis und die vor der Pseudobranchialrinne verlaufende Vena mandibularis wollen wir an anderer Stelle beschreiben, da diese einem besonderen System von Venen angehören.

Was die Gehirnvenen anlangt, sei vorweg bemerkt, daß wir diese als homodynam mit den segmentalen Parietalvenen betrachten. Die vorderste der Reihe dieser letztgenannten Venen wäre die Vena cerebri media. Diese verbindet die Vena cardinalis anterior mit der Vena capitis lateralis und funktioniert daher als Collateralast des Venengebietes des Kopfes. Dieser Ramus communicans hat eine nahezu senkrechte Verlaufsrichtung, indem er, aus der Vena capitis lateralis entspringend, in der Nische nach abwärts steigt, welche durch das Trigeminus- und Facialisganglion und dem Seitenrumpfmuskel gebildet wird. Die Trabekel und die Chorda werden von dem in Rede stehenden Venenast an ihrer lateralen Seite überkreuzt (Taf. I, Fig. 1, *V. ce. m.*).

Die anderen Gehirnvenen vereinigen sich alle in der Vena jugularis dorsalis. Im wesentlichen findet sich ein seitlich am Kopfe verlaufender Venenzug, der an dem Vorderende des Gehirns beginnt und sich in nahezu horizontaler Verlaufsrichtung bis an das Hinterende der Gehörblase erstreckt. Hier erfolgt dann seine Vereinigung mit einer starken, quer zur Hirnachse verlaufenden Vene. Den vorderen Abschnitt bis zum Augapfel nennen wir Vena cerebri anterior, den nun folgenden die Vena capitis lateralis und die aus dem Gebiete des Kleinhirns kommende Vene die Vena cerebri posterior.

Die Vena cerebri anterior wird von der Arteria cerebri anterior gespeist, und zwar findet der Übergang zwischen den beiden Gefäßgebieten an dem Vorderende des Gehirns statt. Die Stelle, wo dieser erfolgt, ist durch folgende Momente bestimmt. Die dorsale Wand des Geruchsorganes zeigt eine Epithelverdickung, welche sich dem Vorderhirn auflagert. Wo der am weitesten vorspringende

Teil der erwähnten Epithelverdickung das Gehirn berührt, bis zu diesem Punkte reicht die vordere Hirnarterie, welche hier mit der der Gegenseite in Kommunikation tritt. Das aus dieser Arterienkommunikation entspringende und weiterhin seitlich entlang des Gehirns verlaufende Gefäß ist die Vena cerebri anterior bzw. die Vena capitis lateralis, wenn wir deren craniales Ende als Vorderhirnvene benennen wollen. Ihre Lage ist einerseits durch die Beziehung zum Seitenrumpfmuskel und andrerseits zu dem Bulbus und den Gehirnganglien charakterisiert. Was das Verhältnis zum Muskel betrifft, so ist hervorzuheben, daß dieser im Bereiche des 1. Myotoms in zwei Partien geteilt ist. Die eine liegt ventral von dem Kiemenapparat, die andere dorsal von diesem. Letztere Muskelpartie ist durch einen in der Höhe des Augapfels und der Gehirnganglien verlaufenden Spalt abermals derart geteilt, daß ein Teil ventral von der Ganglienleiste, der andere dorsal gelegen ist. Die Vena cerebri anterior hält sich nun an dem ventralen Rand dieser zuletzt erwähnten Muskelpartie und ist so gelagert, daß sie teilweise von dem Muskel gedeckt wird.[1]) Letzteres ist dadurch bedingt, daß die Vene von ihrer Ursprungsstelle an zwischen dem Geruchsorgan und dem Vorderhirn zunächst einen flachen, nach unten konvexen Bogen beschreibt und daher von der horizontalen Richtung abweicht. Da aber das Gefäß oberhalb des Bulbus und der Ganglienleiste seinen Weg nimmt, so muß es wieder gegen die Augenregion ansteigen und gelangt dadurch in eine höhere Lage zum Muskel, so daß es von diesem vollständig bedeckt erscheint. Es wird also gleichsam durch den Augapfel und speziell durch das Ganglion ophthalmicum in die Höhe gedrängt. In dieser Ausdehnung erscheint es von dem Nervus ophthalmicus begleitet, welcher ihrer ventralen Seite dicht anliegt.

In dieser Ausdehnung zwischen dem Auge und der Gehörblase ist die Lage des Venenzuges, den wir in dieser Ausdehnung Vena capitis lateralis nennen, folgende. Nach außen ist sie noch immer vom Muskel bedeckt, nach innen liegt sie dem Gehirn an und nach unten ruht sie auf dem Ganglion trigemini, welches mit seiner Kuppe in den Muskelspalt hineinragt. Im Bereiche des Facialisganglion nähert sich das Gefäß aber schon mehr und mehr der unteren Kante des Muskels und kommt bereits am Vorderende und in der Ausdehnung der Ohrblase in den Muskelspalt selbst zu liegen.

[1]) In Taf. I, Fig. 1 erscheint die dorsale Muskelportion des 1. Myotoms ein wenig zu schmal gezeichnet und infolgedessen wird die Vena cerebri anterior von ihr nicht entsprechend überlagert.

Dadurch hat die Vene wieder mehr eine oberflächliche Lage gewonnen, indem sie dicht unter der Haut liegt (Fig. 7 *V. cp. l.*). An der Grenze zwischen dem 1. und 2. Myotom, welche Region gleichzeitig auch durch das kaudale Ende der Ohrblase gekennzeichnet ist, mündet in die Vena capitis lateralis die Vena cerebri posterior ein und dadurch ist die hintere Begrenzung der erstgenannten Vene gegeben. Ebenso wie die vordere Hirnvene in der Region vor dem Auge von einem Nerven, dem Nervus ophthalmicus, begleitet wird, so nimmt von dem Facialisganglion angefangen auf dem Wege über die Ohrblase der Nervus recurrens lateralis facialis dieselbe Lage zu ihr ein.

Es erübrigt noch, zwei Zuflüsse der Vena cerebri anterior zu erwähnen. Der eine venöse Seitenzweig geht aus dem Gebiete an der hinteren Grenze des Pinealorganes, d. i. aus dem Verbreitungsbezirk der Arteria cerebri media und Arteria plicae encephali hervor und steigt in der Richtung gegen den Augenbulbus nach abwärts, an dessen vorderer Grenze er sich mit der vorderen Hirnvene vereinigt. Der zweite Seitenast stellt, wie schon früher erwähnt, eine collaterale Verbindung mit der Vena facialis dar. Die Blutstromrichtung ist in diesem Collateralgefäß keine konstante, doch wurde das Blut meist in dorsaler Richtung fließen gesehen.

Das stärkste der Gehirngefäße ist die Vena cerebri posterior. Sie stellt ein quer zur Achse des Gehirns verlaufendes Gefäß dar, welches einerseits zum Gefäßgebiet der Arteria plicae encephali und andrerseits zu jenem der Arteria cerebelli in Beziehung steht. Mit der Vena capitis lateralis findet die Verbindung knapp hinter der Gehörblase statt. Das in Rede stehende Gefäß liegt zwischen dem Gehirn und dem Seitenrumpfmuskel.

An dem dorsalen Ende nimmt die Vena cerebri posterior eine Anzahl von Gefäßen auf, resp. sie geht aus der Vereinigung dieser hervor, welche in zwei Gruppen zerfallen. Die eine Gefäßgruppe besteht aus 5—8 Gefäßchen, die miteinander nahezu parallel verlaufen und der Reihe nach in die Vene einmünden. Alle diese Seitenzweige verlaufen in der Richtung von vorn nach hinten und sammeln das Blut aus der Arteria plicae encephali und cerebelli. Die zweite Gruppe von Venenästen hat die entgegengesetzte Verlaufsrichtung, indem sie von hinten kommend sich mit der Vena cerebri posterior vereinigen. Diese Seitenzweige stehen mit der bis in das Gebiet des 4. und 5. Myotoms reichenden Endausbreitung der Arteria occipitalis in Beziehung. Ihre Anzahl ist eine geringere, meist nur zwei, was damit in Zusammenhang steht, daß sich die aus

den Arterienzweigen hervorgehenden Venenästchen alsbald miteinander vereinigen. Auf diese Weise entsteht ein Seitenast der hinteren Hirnvenen, welcher am dorsalen Rande des Gehirns angetroffen wird und der aus der Vereinigung der arteriellen Gefäße des 4. und 5. Myotoms gebildet wird, während ein zweiter, auf dieselbe Weise entstandener Ast, der in Beziehung zum Gefäßgebiete des 2. und 3. Myotoms steht, in zirka zwei Drittel der Höhe in das venöse Sammelgefäß einmündet (Taf. I, Fig. 1 u. Taf. II, Fig 2 *V.c.p.*).

Bei der Beschreibung der beiden Hirnvenen wurde bisher ihre Lage zum Gehirn, resp. zu den Meningen noch nicht berücksichtigt. Sowohl der Hauptstamm der Vena cerebri anterior, als auch jener der Vena cerebri posterior verlaufen extrameningeal und nur die Seitenzweige liegen intrameningeal.

Wir hätten uns nun der Betrachtung der Vena jugularis dorsalis zuzuwenden. Diese entsteht aus dem Zusammenfluß der beiden oben beschriebenen Hirnvenen. Sie gehört bereits der metaotischen Region an und erstreckt sich auf das Gebiet des 2. Myotoms. Hier drängen sich auf einem kleinen Raum eine Anzahl von Organen zusammen. Und zwar liegt knapp hinter der Ohrblase das Ganglion des Glossopharyngeus, hinter diesem und zugleich dorsal von dem letzteren trifft man das Ganglion des Vagus, dazu kommt noch die Knorpelspange des Glossopharyngeusbogens und endlich der bis an die Chorda heranreichende Fortsatz des Seitenrumpfmuskels des zweiten Myotoms. Dadurch stellen sich der Vene mehrfache Hindernisse entgegen, die sie umgehen muß, und ihrem Weg einen gewundenen Verlauf geben.

Die Vereinigung der Vena capitis lateralis mit der Vena cerebri posterior findet am Hinterende der Gehörblase statt, und zwar so, daß dann die aus dem Zusammenfluß der beiden Venen entstandene Vena jugularis dorsalis an der Hinterwand der Ohrblase bis in das Niveau der Chorda nach abwärts steigt, um zwischen dem Ganglion des Glossopharyngeus und des Vagus hindurchzutreten. Dabei nehmen die Wurzeln des Ganglion und die aus denselben entspringenden Nerven eine mediale Lage zur Vene ein. Nahezu in der ganzen Ausdehnung des 2. Myotoms liegt letztere der horizontalen Längsspange des Knorpels des Glossopharyngeusbogens auf, welcher sich an die Chorda anschmiegt und nach vorn zwischen diese und die Gehörblase eindringt. Dorsal von dem Gefäß findet sich das Vagusganglion und medial von jenem verläuft der Ramus branchialis vagi. Kurz vor der hinteren Grenze des 2. Myotoms ändert sich das topographische Verhältnis insofern, als an Stelle

des Kiemenbogenknorpels an der Ventralseite der Vene der schon erwähnte Muskelfortsatz des 2. und 3. Myotoms angetroffen wird. Er erstreckt sich nach vorn bis unter die Ohrblase. Diesen Fortsatz umgreift die Vena jugularis an der Stelle, wo er von dem Seitenrumpfmuskel entspringt, und zwar in der Weise, daß der eine der beiden Äste vor dem Muskelfortsatz nach abwärts steigt, während der andere über demselben hinwegläuft und an seiner hinteren Grenze angelangt ebenfalls seinen Weg in ventraler Richtung einschlägt. Beide Venenäste stoßen, indem sie im Vergleich zur Vena jugularis nicht mehr parallel zur Körperachse, sondern quer zu dieser verlaufen, alsbald auf die Vena cardinalis anterior, mit welcher sie sich vereinigen (Taf. I, Fig. 1 u. Taf. II, Fig. 2 *V. jug. d.*).

In die Vena cardinalis anterior münden auch noch segmental angeordnete Venen, die Venae parietales, ein. Diese verlaufen gleich wie die Arteriae vertebrales in den Muskelsepten und das Lagerungsverhältnis zu jenen ist ein solches, daß die Arterien medial von den Venen angetroffen werden. Bei Beschreibung der Vertebralarterien wurde hervorgehoben, daß diese alternierend bis zur Basis bzw. bis zur oberen Kante des Rückenmarks reichen. Mit dieser Anordnung der arteriellen segmentalen Gefäße korrespondieren die vertebralen Venen.

In der Ausdehnung des 13. und 14. Myotoms tritt die Vena cardinalis anterior in Beziehung zur Vorniere. Bei den Stadien, die der vorliegenden Untersuchung dienten, ließ sich das Pronephros in der Gegend zwischen dem letzten Kiemenbogen und dem Ductus Cuvieri dorsal vom Ösophagus durch die durchscheinende Leibeswand hindurch als eine Gruppe von hellen Kanälen erkennen. Die Zahl der beobachteten Nephrostome schwankte und betrug wenigstens zwei. Letztere hängen vom unteren Rande der Niere nach abwärts und nehmen mit dem zugehörigen Stück Nierenkanal eine nach hinten gerichtete Lage ein. Gegen die Leibeshöhle hin ist das Konvolut der Nierenkanälchen mit einem peritonealen Überzug versehen, welcher von den Nierentrichtern durchbrochen wird (Tafel I, Fig. 1, Taf. III, Fig. 10, *Neph.*).

Mit dem genannten Organ steht die vordere Kardinalvene in inniger Beziehung. Dies wird bei älteren Larven (7 *mm* Länge und darüber) mehr ersichtlich als bei jüngeren Stadien. Bei letzteren verläuft die Vene an der oberen Kante der Niere und rückt dabei nur um einen geringen Abstand von der Chorda ab, wie ein solcher Zustand in Fig. 1, Tafel I dargestellt ist. Bei den Larven von über 7 *mm* Länge löst sich die Vene in zahlreiche Gefäße auf, welche

überall den Raum zwischen den Kanälchen erfüllen. Dem beobachtenden Auge erscheinen dann die letzteren wie in Blut gebadet und der Hauptblutstrom in der Kardinalvene, der zwar noch sichtbar ist, tritt dadurch sehr zurück. Von Gefäßen, wie sie in Fig. 1 dargestellt sind, kann man dann eigentlich kaum mehr sprechen, denn wenn man das hier bestehende Verhältnis in der Zeichnung genau wiedergeben wollte, würde man alle Zwischen- und Lückenräume der Niere mit Blut erfüllt, d. h. mit blauer Farbe angelegt darstellen müssen. Die hier geschilderte und am lebenden Tiere beobachtete Art der Gefäßverteilung kommt in Übereinstimmung damit auch auf Querschnitten zum Ausdruck, denn in allen Räumen zwischen den Nierenkanälchen findet sich Blut und die Niere selbst erscheint sozusagen in die Vene hineingewachsen. Daß es sich dabei aber nicht um eine lakunäre Ausbreitung, resp. um eine Erfüllung von Gewebslücken handelt, beweist der Umstand, daß man in Schnittpräparaten die Nierenkanälchen von Gefäßendothelzellen überzogen findet.

Der Blutstrom der in der Niere verlaufenden Blutbahnen verhält sich bei jüngeren Larven zunächst so, wie es in Fig. 1 dargestellt ist, indem die Venae advehentes an der Medialseite der Niere aus der Cardinalis austreten, während die Venae revehentes an der Lateralseite der letzteren wieder einmünden. In etwas älteren Stadien dagegen durchfließt das Blut das Nierenorgan in diagonaler Richtung, indem sich die Kardinalvene, in der vorderen dorsalen Ecke in das Pronephros eintretend, hier in zahlreiche Gefäße auflöst, welche sich an der hinteren ventralen Ecke desselben wieder vereinigen.

Kurz bevor sich die vorderen Kardinalvenen mit den hinteren Kardinalvenen vereinigen, findet eine Verschmelzung der rechten und linken Cardinalis anterior statt. Diese Erscheinung ist als ein vorbereitender Zustand für Verhältnisse zu betrachten, welche sich später entwickeln und die darin bestehen, daß der linke Ductus Cuvieri bei älteren Larven einer Rückbildung unterliegt und ganz verödet. Darauf hat zuerst GOETTE (23, pag. 85) aufmerksam gemacht und gezeigt, daß die vordere Kardinalvene ihr Blut auf dem Wege durch den Ductus Cuvieri der rechten Seite zum Herzen sendet. In den von uns untersuchten Stadien ist schon eine Differenz in der Stärke zwischen dem rechten und linken Ductus erkennbar, indem letzterer beinahe um die Hälfte schwächer ist als der rechte.

Die Gefäßverteilung in der Vorniere vom physiologischen Standpunkt aus betrachtet läßt erkennen, daß es sich hier

um einen Nieren-Pfortaderkreislauf der Vena cardinalis anterior handelt.

Die von W. MÜLLER (76), SCOTT (104) und SHIPLEY (107) beschriebenen Glomeruli fanden wir in unseren Schnittserien erst in Bildung begriffen und als eine leistenförmige solide Epithelverdickung von der Medialseite der Kopfniere etwas oberhalb des Nephrostoma entspringen. Ein Zusammenhang mit der Aorta war nicht zu konstatieren. Dagegen wurden zwischen den, den Glomerulus bildenden Zellen vereinzelte rote Blutkörperchen angetroffen. In einem Falle war ein solches in die oberste Zellschicht der Niere eingeschaltet, so daß es mit der einen Seite direkt gegen das Cölom gekehrt war. Die den Glomerulus bildenden Elemente sind große Zellen, welche viel Ähnlichkeit in Form und Größe mit den roten Blutkörperchen besitzen, sich aber doch von diesen gut unterscheiden.

Wenn wir das Gebiet der Vena cardinalis anterior als Ganzes betrachten, so werden wir zur Frage gedrängt, welche Teile derselben einen primären Charakter besitzen und welche Veränderungen in ihrem Gebiete Platz gegriffen haben. Dieser Fragestellung wurde schon früher bei Beschreibung dieses Venengebietes vorweg gegriffen, indem wir als den ursprünglichen Venenzug jenen bezeichneten, welcher an der vorderen Grenze der Ohrblase beginnt — die Stelle ist durch die Verbindung mit der Vena cerebri media bestimmt — und der scheinbar als die direkte Fortsetzung der Vena facialis aufgefaßt werden könnte. In der ganzen weiteren Ausdehnung steht dieser Venenstamm in engster Beziehung einerseits zur Aorta durch seine Lage wie durch seine Gefäßverbindungen mit derselben; andrerseits finden wir die Kardinalvene auch noch mit einem System oberflächlicher Venen der Kiemen- und Gesichtsregion in Verbindung. Anderen Organen gegenüber ist dieser Venenstamm dadurch charakterisiert, daß er ventral von der Chorda und medial von den Spinalganglien und den Spinalnerven zu liegen kommt. Überhaupt seine tiefe Lage in der Leibeswand ist als einer der hervorstechendsten Charaktere zu betrachten.

In jüngeren Stadien, von 17—20 Tagen Alter, verhielt sich der Blutkreislauf in der Kopfregion so, daß das Blut in der Vena facialis durch die Vena cerebri media in das Gebiet der Vena capitis lateralis abfloß und sich auf dem Wege durch die Vena jugularis dorsalis in die Vena cardinalis anterior ergoß. Das vorderste, unter der Gehörblase verlaufende Stück der vorderen Kardinalvene wurde in jener Zeit am lebenden Objekte nicht beobachtet und scheint sich dieses somit erst später auszubilden. Mit Rücksicht auf

diese Beobachtung waren wir ursprünglich geneigt anzunehmen, daß die Cardinalis anterior beim Ammocoetes nur bis zu jener Stelle reiche, wo sich mit ihr die Jugularis dorsalis verbindet. Eigentlich sollte man erwarten, daß die Kardinalvene soweit nach vorne reicht, als sich das Gebiet der Aorta bzw. der Carotis dorsalis erstreckt. In der Gesichtsregion vertritt aber, wie erwähnt, die Vena facialis die Stammvene teilweise in ihrer Aufgabe.

Wie schon erwähnt, steht die Vena cardinalis anterior mit der Aorta durch die segmentalen Parietalarterien und -Venen in Verbindung. Die Gehirnvenen sind nichts anderes als solche segmentale Venenzweige. Die Vena cerebri media wäre als die vorderste Parietalvene, die an der kranialen Grenze des ersten Myotoms verläuft, zu betrachten, während die beiden Schenkel der Jugularis solche Venen zwischen dem ersten und zweiten und zwischen diesem und dem dritten Myotom repräsentieren. Bei den Parietalvenen der metaotischen Region besteht die Tendenz, miteinander durch kollaterale Verbindungen in Beziehung zu treten. In diesem Sinne hätten wir die Vena capitis lateralis aufzufassen.

Das System der Hautvenen des Kiemenkorbes und Gesichtsteiles des Ammocoetes, mit welchen die Cardinalis ebenfalls in Verbindung steht, möchten wir auf somatische Gefäßbögen, die untereinander durch längs verlaufende Anastomosen verbunden sind, zurückführen.

In der Literatur finden wir die ersten Angaben über die Vena cardinalis anterior bei Rathke (86, pag. 99). Er beschreibt den Verlauf derselben folgendermaßen: „In dem Brust- und Bauchstück befindet sich wie bei der Pricke an jeder Seite eine sehr bedeutend weite Hohlader, welche die Aorta wenigstens sechsmal an Weite übertrifft. Eine jede verläuft an der Seite der Wirbelsäule, und zwar an dem unteren Teile derselben, in dem Bruststück dicht hinter den Knorpeln des Brustgerippes usw.“ M. S. Schultze (103, pag. 32) kannte den Hauptstamm der Vena cardinalis anterior und die hinter der Ohrblase in letztere einmündende Vena cerebri posterior, welche er Hirnvene nennt. Daß er auch den Verlauf der Vena capitis lateralis, allerdings nicht ganz richtig, beobachtete, ist aus seinen Abbildungen zu ersehen. Die ausführlichste Darstellung hat darüber Julin (53, pag. 802) gegeben. Die Vena cardinalis anterior nennt er Vena jugularis (veine jugulaire), die in der Gegend des Kopfes aus einem oberflächlichen und tiefen Ast entsteht (Vene jugulaire superficielle und profonde). Ersterer Ast entspricht unserer Vena capitis lateralis, die Veine jugulaire profonde dagegen der Vena facialis.

Der genannte Autor beschreibt die Beziehungen der Vena cardinalis anterior zum Nervus branchialis vagi (Pneumogastrique). Ferner fand er Anastomosen zwischen der Vene der rechten und linken Seite in der Gegend des 13. Spinalganglions. Julin wies ferner nach, daß die linke Kardinalvene in die rechte einmündet und ihr Blut durch den rechten Ductus Cuvieri in den Sinus venosus entleert. In bezug auf die segmentalen Venen unterscheidet er ventrale und dorsale Venenäste. Die Gehirngefäße mit Ausnahme der Vena capitis lateralis waren dem Autor nicht bekannt gewesen. Shipley (107, p. 21) hat das Blutgefäßsystem nur sehr wenig berücksichtigt. Im Anschluß an die Besprechung der Vorniere hebt er die Tatsache hervor, daß bereits die Vorniere einen doppelten Blutkreislauf besitzt, nämlich einerseits einen arteriellen Zufluß von der Aorta in den Glomerulus und einen venösen Sinus, welcher die Nierenkanälchen umspült und das Blut aus der Kardinalvene bezieht. Goette (23, p. 79) hat über die vorderen Kardinalvenen nur einige wenige Angaben gemacht. Hinsichtlich der Entstehung der zwei Stamm- und der Jugularvenen glaubt er, daß sie aus Fortsetzungen der Darmvenen entstanden sind.

Vom morphologischen Standpunkt wäre wohl im Anschluß an die Vena cardinalis anterior die hintere Kardinalvene zu beschreiben, da beide Gefäße in gewissen Sinne gleichartige Bildungen sind. Mit Rücksicht aber auf die Übersichtlichkeit wollen wir nun die übrigen Venen des Kopf- und Kiemenabschnittes besprechen, besonders im Hinblick darauf, daß die Venensysteme dieser Körperteile in inniger Beziehung zueinander stehen und daher am zweckmäßigsten im unmittelbaren Zusammenhang miteinander behandelt werden.

Die nun zu beschreibenden Venenzüge der Kopf- und Kiemenregion des Ammocoetes sind zweierlei Natur. Wir können zunächst einen unpaaren Venenzug, d. i. die Vena jugularis ventralis unterscheiden, welcher ventral vom Darm verläuft und in Beziehung zur Verzweigung des Truncus arteriosus steht. Ferner finden wir ein System von Venen, welche in der Seitenwand der Kiemendarmregion ein Gefäßgitter bilden und welche einerseits mit der vorderen Kardinalvene und andrerseits mit dem erwähnten unpaaren ventralen Venenzug, der ventralen Jugularvene, in Verbindung stehen.

Die Vena jugularis ventralis stellt einen unpaaren Venenzug dar, welcher in der Zunge des Ammocoetes beginnend sich über die ganze Ausdehnung des Kiemendarmes erstreckt. Er beginnt im Bereiche der Zunge in der Weise, daß die in die letztere eintretenden Ästchen der Arteria lingualis gegen den dorsalen Zungen

rand verlaufen und sich hier zu einem Gefäß, der Vena lingualis, vereinigen. Letztere hält sich nahezu parallel zu dem Kiel, als welchen sich die Zunge nach rückwärts in den Mundboden fortsetzt. Die Vene nimmt hier eine so tiefe Lage ein, daß sie innerhalb der splanchnischen Muskulatur des Munddarmes liegt. Zu den beiderseitigen Arteriae linguales nimmt die Vena lingualis ein derartiges Lagerungsverhältnis ein, daß sie zunächst mit jenen in einer Ebene liegt, weiter rückwärts verlaufen die Arterien an der Basis, die Vene in der Zungenkante selbst. Knapp vor der Thyreoidea rücken die ersteren mehr auseinander und das venöse Gefäß wird dann in einem Niveau mit diesen angetroffen (Taf. III, Fig. 6 u. 7, *V. ling.*).

In Taf. I, Fig. 1 mußten der Deutlichkeit halber die besprochenen Gefäße mehr distant voneinander gezeichnet werden, als dies in Wirklichkeit der Fall ist.

An der Stelle, wo die Vena lingualis das Vorderende der Thyreoidea erreicht, steht sie durch 2 Äste mit dem oberflächlichen Venensystem des Kiemenkorbes in Verbindung. Von diesem Punkt angefangen wollen wir sie als Vena jugularis ventralis bezeichnen. In der weiteren Folge nimmt diese in der ventralen Mittellinie der Schilddrüse ihren Verlauf. Da die letztere aber über das Niveau des Bodens des Kiemendarmes hinausragt und dadurch dem venösen Gefäß auf seinem Wege gleichsam als ein Hindernis entgegentritt, so ist dieses gezwungen, seine bisherige, mehr weniger geradlinige Verlaufsrichtung zu ändern, indem es an dem abgerundeten Vorderende der Thyreoidea nach abwärts steigt, um dann am caudalen Ende derselben wieder soweit dorsal aufzusteigen, daß es neuerdings in eine nähere Lagebeziehung zum Truncus gelangt. An der ventralen Fläche der Thyreoidea findet man die Vena jugularis ventralis in eine Rinne der letzteren eingebettet, welche dadurch gebildet wird, daß die beiden Blätter der Scheidewand der Schilddrüse an der Basis auseinanderweichen. Die Vene verläuft hierauf in der Ausdehnung des restlichen Teiles des Truncusstammes, von diesem nur durch wenig dazwischen tretendes Bindegewebe getrennt. Im Gegensatze zur Vena lingualis liegt die Vena jugularis ventralis im Bereiche des unpaaren Truncusabschnittes außerhalb der Schichte der Konstriktoren des Kiemenkorbes, welche den Truncus selbst umschließen (Taf. III, Fig. 8 u. 9, *V. j. v.*). Rechts und links von der genannten Vene finden sich in geringem Abstand von derselben die ventralen horizontalen Spangen des knorpeligen Kiemengerüstes. In der Ausdehnung des letzten Kiemenfaches steigt

der Boden des Kiemendarmes gegen die Öffnung des Ösophagus auf und da der Truncus arteriosus seine Beziehungen zum Darm bewahrt, so konvergiert die Jugularvene mit dem Truncusstamm, indem sie weiterhin auch in der Region des Herzens ihre horizontale Verlaufsrichtung beibehält. In diesem letztgenannten Abschnitte begrenzt die Leibeswand bereits die Leibeshöhle und die Vene ist derart situiert, daß sie nach innen nur vom Peritoneum bedeckt erscheint, während nach außen von ihr die ventralen Abschnitte des Seitenrumpfmuskels liegen. Die Art der Einmündung der Vena jugularis ventralis in den Sinus venosus wird später besprochen werden (Taf. III, Fig. 10 *V. j. v.*).

Die Vena jugularis ventralis und die Vena cardinalis anterior stehen noch mit einem System oberflächlicher Venen in Verbindung, die wir nun beschreiben wollen. Dieses Venensystem findet sich in der Seitenwand des Kiemendarmes und besteht einerseits aus neun quer zur Körperachse verlaufenden venösen Gefäßen und andrerseits aus drei die eben erwähnten Quervenen verbindenden Längsstämmen. Nach ihrer Verlaufsrichtung und Lage wollen wir diese Venen als Venae superficiales longitudinales dorsalis, medialis und ventralis und Venae superficiales transversales benennen. Die Venae superficiales transversales stehen nach ihrer Verteilung und Verlaufsrichtung in Beziehung zu den Kiemenbogen insofern, als auf je einen solchen immer eine transversale Vene kommt. Das erste dieser venösen Gefäße verläuft knapp vor der Pseudobranchialrinne und ist zum Hyoidbogen zu rechnen. Die folgenden Gefäße liegen in gleicher Weise hinter je einer Kiemenspalte resp. hinter dem zugehörigen Branchialbogen. Alle diese Transversalvenen reichen dorsal nahezu bis in das Niveau der Kardinalvene und ventral bis zu den horizontalen Längsspangen des Kiemenknorpelgerüstes. Die erste, zweite und letzte Vene verläuft parallel mit ihrem Kiemenbogen, während die übrigen derart gekrümmt sind, daß sie hierdurch die charakteristischen Biegungen der queren Knorpelspangen bis zu einem gewissen Grade wiederholen. Diese Gestalt der Gefäße läßt sich im Zusammenhange mit den rhythmischen Kontraktionen des ganzen Kiemenkorbes erklären. Die erwähnten Venen liegen im Bereiche der Kiemenspalten innen von der Schicht des Musculus constrictor des Kiemendarmes und in ihren ventralen und dorsalen Abschnitten außerhalb dieser Muskelschicht. Sie verhalten sich daher zur splanchnischen Muskelschicht ähnlich wie die queren Knorpelspangen zu dieser.

Von den Transversalvenen nimmt die erste, die Vena mandibularis, im Vergleich zu den anderen insofern eine Sonderstellung

ein, als sie an Stärke die übrigen übertrifft und ferner auch durch ihre direkten Beziehungen mit der Vena cardinalis anterior und Vena jugularis ventralis. Die Mandibularvene verläuft knapp vor der Pseudobranchialrinne und begleitet diese bis zu jenem Punkte, wo sie sich in der Region der Ohrblase mit der vorderen Kardinalvene vereinigt (Taf. I, Fig. 1 *V. m.*). Wie uns der Schnitt Fig. 14, Taf. III zeigt, liegt diese Vene in den Raum zwischen der Pseudobranchialrinne und der Ansatzstelle des Velums eingebettet. Gegen den Kiemendarm ist sie nur vom entodermalen Epithel bedeckt, während lateral von ihr und zugleich nach vorn eine Gewebsmasse angetroffen wird, aus der später ein Schleimknorpel entsteht. Jene Partien der zum Hyoidbogen gehörenden splanchnischen Muskulatur, welche als Konstriktoren funktionieren. liegen knapp hinter der in Rede stehenden Vene. Zum Seitenrumpfmuskel nimmt das genannte Gefäß naturgemäß eine mediale Lage ein.

Von Bedeutung sind nun die Beziehungen der Vena mandibularis einerseits zur Vena jugularis ventralis und andrerseits zur Vena cardinalis anterior. Mit dem erstgenannten Venenzug tritt sie knapp vor dem Vorderende der Thyreoidea in Verbindung; es ist jene Stelle, von welcher ab wir den ventralen unpaaren Venenzug als Vena jugularis ventralis bezeichnen. Die Verbindung der genannten zwei Venenzüge wird durch ein collaterales Gefäßstück bewirkt, welches knapp vor der Thyreoidea aus der Jugularvene rechtwinklig sich abzweigt und quer zum Boden der Mundhöhle verläuft, um sich dann mit der Vena mandibularis zu vereinen. Die letztgenannte Vene liegt an dieser Stelle in die Muskelscheide des Musculus constrictor veli eingebettet, und zwar nimmt sie zu diesem Muskel eine dorsolaterale Lage ein. Das erwähnte collaterale Venenstück umgeht dabei, ehe es sich mit der Mandibularvene verbindet, den Velummuskel von der lateralen Seite her. In ihrem ventralen Abschnitt kommt die in Rede stehende Vene lateral von der Schichte der Konstriktoren des Munddarmes zu liegen, während man den mittleren und dorsalen Abschnitt derselben in medialer Lage zu diesem Muskel findet (Taf. III, Fig. 6 *V. m.*). Es ergibt sich hieraus, daß sich die Vena mandibularis in bezug auf ihre Anordnung so verhält wie die übrigen Transversalvenen. Diesen gegenüber zeichnet sie sich aber einerseits durch die besondere Stärke, ferner durch ihre tiefe Lage und endlich durch ihre direkten Beziehungen zu den beiden dorsalen und ventralen Venenzügen, nämlich zur vorderen Kardinal- und zur ventralen Jugularvene aus. Diese Abweichung von dem typischen Verhalten, das so-

wohl die Mandibularvene als auch die Cardinalis anterior betrifft, lassen sich dadurch erklären, daß hier mehrfache Momente das ursprüngliche Verhältnis verändernd beeinflußt haben. Als solche Faktoren sind zu nennen die Bildung resp. Vergrößerung des Munddarmes und die damit verbundene Unterdrückung von Kiemenbildungen, ferner die Ausbildung des Gehirnes, die Bildung der Gehörblase und die Verschmelzung der horizontalen dorsalen Knorpelspangen des Kiemenapparates in der Kopfregion.

Die Vena mandibularis vereinigt sich auch noch mit einer Vene des Velum. Letztere ist in dem nach der Medialseite geschlagenen Teil desselben gelegen. In diesem Velumabschnitt findet sich ein Muskelbündel, welches dorsal vor dem Trigeminusganglion entspringt und ventral zu beiden Seiten der Thyreoidea inseriert. Dieser Muskel entspricht dem Musculus adductor des typischen Branchialbogens. Entlang dieses Muskels verläuft die Vena spiraculi und setzt sich nach unten unmittelbar in die Vena ventralis veli fort, welche schließlich, wie erwähnt, in die Vena mandibularis einmündet. Die Stelle, wo dieses stattfindet, liegt eine ganz kurze Strecke oberhalb des ventralen Ansatzes des Velums. In bezug auf ihre Funktion scheint die ventrale Velumvene eine untergeordnete Bedeutung zu haben. Sie führt jenen Theil des Blutes aus der Vena spiraculi in die Mandibularvene über, der nicht in die Vena dorsalis veli übertritt. Das Strömen des Blutes findet in derselben auch nicht kontinuierlich statt. Bei Beobachtung des lebenden Objektes vermißt man daher häufig diese Vene, bis dann plötzlich eine Reihe von Blutkörperchen aus der Spirakularvene hervortreten und ihren Weg in ventraler Richtung einschlagen und so wird gewöhnlich die Blutzirkulation in diesem Gefäß, welches ein enges Lumen besitzt, eingeleitet (Taf. I, Fig. 1, *V. vel. v.*).

Es wurde bereits erwähnt, daß die Venae superficiales transversales untereinander durch 3 parallel zu der Längsachse des Körpers verlaufende Venenzüge in Verbindung gebracht sind. Von diesen ist zunächst die Vena superficialis longitudinalis dorsalis zu erwähnen. Diese bildet in der Höhe des ventralen Randes des epibranchialen Teiles des Seitenrumpfmuskels zwischen den dorsalen Enden der Transversalvenen Gefäßarkaden. Eine solche Arkade kommt nur bei der hinter der letzten Kiemenspalte verlaufenden queren Vene nicht zur scharfen Ausbildung, da diese gerade so wie die letzte Kiemenknorpelspange einen nach vorn konkaven Bogen formiert und sich dann direkt mit der vorhergehenden Trans-

versalvene verbindet. Die Arkadenverbindung zwischen der Vena mandibularis und der folgenden quer verlaufenden Vene ist naturgemäß sehr kurz, da die beiden Gefäße nur einen geringen Abstand voneinander haben. Die topographische Lage dieses dorsalen Venenzuges ist dadurch charakterisiert, daß sich derselbe immer an den ventralen Rand des epibranchialen Abschnittes des Seitenrumpfmuskels anschmiegt. Er kommt dabei ziemlich oberflächlich zu liegen und ist von dem äußeren Körperepithel nur durch eine dünne Schicht von Bindegewebe getrennt.

Mit der Vena cardinalis anterior steht der in Rede stehende Venenzug durch kurze Verbindungsstücke in Beziehung, welche in ihrer Zahl zwar nicht ganz konstant sind, aber trotzdem in Relation zur Branchiomerie zu bringen sind. Man findet sie immer ungefähr in der Mitte zwischen zwei Kiemenspalten. Sie entspringen an der medialen Seite der Vena superficialis longitudinalis dorsalis und verlaufen dann an der inneren Fläche des Seitenrumpfmuskels nach oben, bis sie auf die Kardinalvene stoßen und von der Lateralseite her in diese einmünden.

Im Bereiche des präotischen oder Gesichtsabschnittes des Kopfes finden wir noch einen Venenzug, der in der Lippengegend beginnt und dann in nahezu gerader Richtung im Niveau der Mundhöhlendecke nach rückwärts seinen Weg nimmt. In der Gegend der Ohrblase mündet diese Vene, die wir als Vena facialis bezeichnen wollen, in die Vena mandibularis ein. Diese in Rede stehende Vene gehört ebenfalls dem oberflächlichen Venensystem an und ist als der präotische Abschnitt der Vena superficialis longitudinalis dorsalis zu betrachten. Transversalvenen und ventrale Längsvenenzüge fehlen in der Gesichtsregion (Taf. I, Fig. 1, *V. fac.*).

Das Wurzelgebiet der Vena facialis liegt im dorsalen Teile und nahe dem vorderen Rand der Oberlippe, in dem aus dem Ramus labialis communicans Gefäßchen entspringen, die in kaudaler Richtung verlaufend sich alsbald zu einem Gefäß vereinigen. Alle folgenden hinzutretenden Gefäßästchen haben den Charakter von Seitenzweigen der Vena facialis. Es sind dies Übergangsgefäße der Carotis facialis und der Arteria lingualis. Es ergibt sich daher, daß das Wurzelgebiet der Gesichtsvene sowohl mit der Carotis ventralis als auch mit der Carotis dorsalis in Beziehung tritt. In der Lippenregion findet man das Gefäß vom Gehirne ziemlich weit abgerückt, dicht unter dem Epithel und lateral von den splanchnischen Längsmuskeln der Oberlippe (Taf. III, Fig. 5, *V. fac.*). Im Verlaufe nach rückwärts nähert sich diese Vene dem ventralen Rande des

epibranchialen Teiles des Seitenrumpfmuskels und in der weiteren Folge tritt sie dann an die mediale Fläche des letzteren, indem sie zugleich mehr und mehr in die Tiefe rückt. Vom Mundring an bis zur Ohrblase erhält diese Vene keine weiteren Zuflüsse. Erst unmittelbar vor dem Statolithenorgan nimmt sie noch die Vena veli dorsalis auf, welche das Blut aus der Arteria spiraculi in das beschriebene oberflächliche Venensystem ableitet.

Die erwähnte Velumvene ist als eine direkte Fortsetzung der Arteria spiraculi zu betrachten resp. als ein Ramus communicans zwischen dem Gebiete des Truncus arteriosus und dem Gebiete der vorderen Kardinalvene. Wie früher erwähnt tritt die Arteria spiraculi in das Velum an dessen ventraler Anheftungsstelle ein, verläuft dann parallel mit dem vorderen Rand desselben nach oben und geht, ohne ein Kapillarsystem zu bilden, direkt in die Vena dorsalis veli über. Letztere behält die Verlaufsrichtung immer parallel zum Velumrand weiter inne und gelangt schließlich zur dorsalen Anheftungsstelle des Velums. An diesem Punkte mündet dann die Velumvene von der Medialseite her in die Vena facialis ein. Erstere erhält vorher noch Zuflüsse aus der Vena spiraculi, welche durch eine Anzahl Seitenäste das Blut an jene abgibt.

In Frontalschnitten durch den Kopf eines Ammocoetes, welche in der Höhe der Spiracula geführt sind, findet sich die Vena veli dorsalis der Vorderwand des Velum anliegend; weiter oben nimmt sie dann aber eine tiefere Lage ein und rückt dabei an die Innenfläche der parallel mit dem Velumrand verlaufenden Muskelbündel (Taf. III, Fig. 14, *V. spir.*).

Der zweite Venenzug des oberflächlichen Venensystems des Kiemenkorbes ist die Vena longitudinalis superficialis medialis. Diese verbindet die Transversalvenen mit Ausnahme der ersten und letzten zwei untereinander. Die Teilstücke dieses Venenzuges, welche je 2 aufeinander folgende transversale Venen verbinden, haben eine S-förmige Gestalt. In dem vorderen Abschnitte des Kiemendarmes verläuft die Vene nahe dem dorsalen Rande des hypobranchialen Seitenrumpfmuskels. In dem hinteren Bezirk dagegen wird der Zwischenraum zwischen dem venösen Gefäße und dem Muskelrand immer größer. Dies ist hauptsächlich dadurch bedingt, daß das Muskelband nach rückwärts an Breite abnimmt. Die Vene findet sich dann ungefähr in der Mitte des Raumes zwischen dem dorsalen Muskelrand und der ventralen Kante jener Rinne, in welcher die Spiracula liegen. Es ist noch zu bemerken, daß die queren Knorpel-

spangen des Kiemenkorbes medial von dem genannten venösen Gefäße gelegen sind.

Der stärkste der drei horizontalen Venenzüge des oberflächlichen Venensystems der Kiemenregion ist der ventrale, Vena superficialis longitudinalis ventralis genannt. Letztere bildet einen Gefäßzug, der in der Gegend des ventralen Endes des Hyoidbogens beginnt und sich bis zum letzten Kiemenbogen erstreckt, wo er sich mit der Vena jugularis ventralis vereinigt. Die Verlaufsrichtung des nun in Rede stehenden venösen Gefäßes ist eine nahezu gerade und zeigt nur wenige und unbedeutende Biegungen.

Die topographische Lage der unteren Längsvene ist in ihrer ganzen Ausdehnung die gleiche, indem sie zwischen dem Seitenrumpfmuskel und der ventralen Längsspange des Kiemenknorpelgerüstes eingebettet liegt. Diese Vene hält nahezu in der ganzen Ausdehnung dieselbe Lagebeziehung zum ventralen Muskelrand ein und nur die Knorpellängsspange ändert insoferne ihre Lage, als sie in der Ausdehnung der Thyreoidea mit dem Gefäße in einer Horizontalen gelegen ist, während in der Region hinter der Schilddrüse die Spangen der beiden Seiten näher aneinander treten, sich dadurch von der Vene um ein Geringes entfernen und zu ihr eine mehr dorsale Lage einnehmen.

Die Vena superficialis longitudinalis ventralis steht jederseits mit der Vena jugularis ventralis in der Gegend unterhalb der vierten Kiemenspalte durch je ein kurzes Verbindungsgefäß in Verbindung. Letzteres umgreift die horizontale Knorpelspange von der Lateralseite her.

Wie bereits früher angedeutet, besteht die Vena jugularis ventralis in voller Kontinuität nur bis zu einem gewissen Entwicklungsstadium und obliteriert frühzeitig in der Ausdehnung von dem Hinterende der Thyreoidea bis zu jener Stelle, wo sie sich mit der Vena superficialis longitudinalis ventralis vereinigt. Ein solches Verhältnis wird bereits in Stadien von 7 *mm* Länge gefunden. Beim erwachsenen Ammocoetes unterliegt ferner auch jener Abschnitt der unpaaren Jugularvene, den wir in der ventralen Mittellinie der Schilddrüse verlaufend fanden, der Rückbildung. Der Grund für diese Erscheinung dürfte dadurch bedingt sein, daß an denjenigen Partien des Körpers, in welchen der genannte Venenzug rückgebildet wird, später Knorpelmasse auftritt.

Hierbei möge auf die Tatsache hingewiesen werden, daß sich beim verwandelten Neunauge, wie Nestler (79, pag. 22) gezeigt hat, wieder eine unpaare unterhalb des Truncus arteriosus gelegene

Jugularvene findet. Nach JOH. MÜLLER kommt eine solche unpaare Vene außer bei den Cyclostomen auch noch beim Thunfisch vor.

Hinsichtlich des Stärkenverhältnisses der Venenzüge des Kopf- und Kiemenabschnittes des Ammocoetes finden wir, daß das stärkste Gefäß die Vena cardinalis anterior ist. Sie leitet hauptsächlich das Blut aus dem Gebiete des Gehirns und Rückenmarkes ab und ist daher als die Begleitvene der Aorta zu betrachten. Als diejenige des Truncus arteriosus haben wir die Vena jugularis ventralis erkannt. Letztere ist in der ganzen Zeit ihres Bestehens ein Gefäß von engem Lumen und verliert überhaupt dadurch ihre Bedeutung, daß sie in ihrer größten Ausdehnung obliteriert. Von dem oberflächlichen Venensystem des Kiemenkorbes prävaliert vom Anfang an die Vena facialis, ferner die Vena mandibularis und endlich die Vena superficialis longitudinalis ventralis. Die Gesichtsvene steht in Beziehung sowohl zum Gebiete resp. Endverzweigungen der Aorta als auch des Truncus arteriosus. Diese Verbindungen sind nicht in das Schema dieses superfiziellen Venensystemes einzuordnen. Das gleiche gilt von der Vena veli dorsalis und der Vena veli ventralis. Beide sind als direkte Fortsetzungen von Gefäßen zu betrachten, die ihrer Natur nach Aortenbögen sind, aber nicht mehr eine respiratorische als vielmehr eine nutritive Bedeutung besitzen und daher mit dem Venensystem in Verbindung treten mußten. Dies wurde bedingt durch den Funktionswechsel, der bei dem präspirakularen Kiemenbogen, d. i. dem Velum Platz gegriffen hat. Die Vena mandibularis hat die Aufgabe, hauptsächlich das Blut der Vena lingualis, Vena jugularis ventralis und ventralis veli in die vordere Kardinalvene überzuleiten. Aus den übrigen oberflächlichen Venen des Kiemenkorbes sammelt sich der größte Teil des Blutes in der Vena superficialis longitudinalis ventralis und dadurch ist deren weites Lumen erklärlich.

Die Blutstromrichtung in dem oberflächlichen Venensystem des Kiemenkorbes scheint eine ziemlich regelmäßige zu sein. In der Vena superficialis longitudinalis verläuft das Blut zentralwärts, in den transversalen Venen, und zwar in dem Abschnitt zwischen dem dorsalen und mittleren Längsvenenzug, wurde der Blutstrom in ventrodorsaler Richtung strömend beobachtet. In jenen zwischen der mittleren und ventralen Längsvene gelegenen Teilen der Transversalvenen dagegen strömt das Blut in die untere Längsvene ab. Eine Ausnahme hiervon macht nur die entlang des letzten Kiemenbogens verlaufende Vene, indem hier der Blutstrom in der ganzen Ausdehnung dorsoventral gerichtet ist.

Wir ersehen also, daß das oberflächliche Venensystem des Kiemenkorbes weder in einer direkten Verbindung, noch durch Kapillargefäße mit Arterien in Zusammenhang steht und es läßt sich daher diese Gefäßverteilung nicht in das gewöhnliche Schema einreihen. Es handelt sich hierbei keineswegs allein um ein kollaterales Gefäßsystem, als vielmehr um ein Venennetz, dem noch eine andere physiologische Bedeutung als jene der kollateralen Gefäßverbindung zukommen dürfte. Bei älteren und erwachsenen Ammocoetes findet sich im Bereiche des Kiemenkorbes ein ausgedehntes System von Blutsinus. J. Müller, Langerhans und Schneider haben bereits diese Venensinus bei Petromyzon gesehen und als Lymphräume aufgefaßt bzw. mit jenen der Amphibien verglichen. Durch Behandlung von erwachsenen Ammocoetes mit einem Salpetersäure-Glyzerin-Wassergemisch im Verhältnis von 2 : 1 : 7 zum Zwecke der Mazeration kann man sich überzeugen, daß derartige Bluträume auch schon beim Querder vorhanden sind und dieselbe Verteilung haben, wie das oben beschriebene System der oberflächlichen Venen des Kiemenkorbes. Dieses Venennetz scheint daher der Vorläufer für die erwähnten Blutsinus zu sein.

Von den im vorstehenden geschilderten Venen waren Schultze (103, pag. 32 und Taf. VI, Fig. 1) nur die Vena jugularis ventralis bekannt gewesen. Er bezeichnete dieses Gefäß als Drüsenvene welche das venöse Blut aus der Unterkieferdrüse (Gl. thymus), d. i. Thyreoidea ableitet. Die arteriellen Zuflüsse für die Drüse läßt dieser Autor direkt aus dem Truncus arteriosus hervorgehen. Bei Dohrn (12) finden wir, obzwar er das in Rede stehende Venensystem nicht in den Bereich seiner Untersuchung gezogen hat, in seinen Arbeiten bzw. in seinen Abbildungen venöse Gefäße eingezeichnet. Seine Darstellungen und Deutungen entsprechen aber nicht den tatsächlichen Verhältnissen. So finden wir in Fig. 5 der Taf. XI seiner XIII. Studie (12) eine Vene, welche er als Seitenvene bezeichnet, in Verbindung mit der Carotis ventralis gebracht. Die Tafelerklärung pag. 302 u. 303 gibt als Erläuterung hierzu: „*Ven. l.* = Seitenvene, welche aus den Branchialvenen Blut in die Carotis externa führt", ferner: „Den Längsknorpel *(L. Kn.)* begleitet das venöse Längsgefäß *(Ven. l.)*, gleichfalls ohne Äste in die Thyreoidea abzugeben, ergießt es sich vielmehr in die Carotis externa." Der Irrtum erklärt sich dadurch, daß Dohrn offenbar den Ramus muscularis der Carotis ventralis als eine Vene angesprochen hat, wenigstens geht dies aus den Querschnittbildern Fig. 1, 2, 3, Taf. XI hervor,

in welchen das mit Vena lateralis *(Ven. l.)* bezeichnete Gefäß innen vom Kiemenknorpel liegt und mit der von uns als Ramus muscularis benannten Arterie identisch ist. Julin (53), der von allen Autoren die ausführlichste Darstellung des Blutgefäßsystems des Querders gegeben hat, erwähnt weder die Vena jugularis ventralis, noch das System der oberflächlichen Venen des Kiemenkorbes. Auch in seinen Abbildungen werden diese Gefäße vermißt. Goette (23, pag. 80) beobachtete eine sehr frühe Entstehung der Vena jugularis ventralis, welche sich durch das ventrale Lebergekröse hindurch in den Sinus venosus ergießt. Über die früher erwähnten anderen Venen der Kiemenregion macht dieser Autor keine Angaben. Nestler (79, pag. 22) beschreibt die im vorhergehenden behandelten Venen in folgender Weise: „Die untere Hohlvene betreffend will ich noch einiges hinzufügen. Sie stimmt bei Ammocoetes weder in ihrem Verlaufe noch in ihrer Lage mit der vom Petromyzon überein. Bei ersterem ist sie bis kurz vor ihrer Mündung in die Vorkammer paarig und liegt unter dem Kiemenkorb (Fig. 7 *ju*), regelmäßig mit dicken Gefäßen in Verbindung stehend, welche aus dem Diaphragma, und zwar an dessen Anheftungsstelle an die Körperwand herabsteigen. Dieselben Gefäße finden sich auch bei dem Petromyzon noch vor (Fig. 8 *ju*), treten aber ihrem Volumen nach zurück gegen die über dem Brustbein neu angelegte Kehlvene *(ju)*. Vorn ist diese paarig; aber schon an der Teilungsstelle des Kiemenarterienstammes vereinigen sich die beiden Äste zu einem einzigen Gefäß, das ebenfalls in die Vorkammer mündet." Den ursprünglichen unpaaren Kehlvenenzug des ganz jungen Querders kannte der Autor nicht, da ihm zur Untersuchung nur erwachsene Ammocoetes vorlagen.

Vena cardinalis posterior und Vena caudalis. Diese beiden Gefäßabschnitte repräsentieren einen Venenzug, welcher in inniger Beziehung zur Aorta steht und die Aufgabe hat, das Blut des Verbreitungsgebietes der letzteren dem Herzen zurückzuführen, ähnlich wie dies bei der Vena cardinalis anterior der Fall ist. Auch in bezug auf die topographische Lage liegt eine Übereinstimmung bei beiden Venenzügen vor.

Die Vena caudalis geht direkt aus der Aorta caudalis dadurch hervor, daß letztere knapp vor dem ein wenig nach abwärts gekrümmten Ende der Chorda nach der Ventralseite in die unmittelbar unter der Schwanzaorta gelegene Vene umbiegt. Der Regel nach findet der Übergang aus der arteriellen in die venöse Blutbahn direkt statt und nur einigemal wurde eine Gabelung des

kaudalen Endes der Aorta oder der Vena caudalis beobachtet. Segmentale Gefäße fehlen in diesem Stadium der Vena caudalis ebenso wie der Aorta caudalis. In der Region des Afters, ungefähr an der Stelle bzw. etwas vor jener, wo die Urnierengänge in den Enddarm einmünden, gabelt sich die Kaudalvene in zwei Gefäße, die beiderseitigen hinteren Kardinalvenen. Das Lagerungsverhältnis der Vena caudalis wurde bereits bei Besprechung der Aorta caudalis behandelt.

Die Venae cardinales posteriores erstrecken sich als paarige Gefäße von weitem Lumen von dem zuletzt bezeichneten Punkt in der Afterregion bis zum 15. bzw. 16. Myotom. In ihrer ganzen Ausdehnung ist die Vene dem dorsalen Teil der Leibeshöhle eingelagert, und zwar in der Weise, daß sie mit ihrer oberen Fläche der Leibeswand anliegt, während ihre ventrale Hälfte in die Leibeshöhle hineinragt. Zwischen den beiderseitigen Kardinalvenen findet sich an der ventralen Mittellinie der Chorda die Aorta und außerdem nimmt auch noch der Urnierengang eine charakteristische Lagerung zu dem venösen Gefäße ein. In dem vorderen Abschnitt verläuft dieser mehr an der ventralen Fläche der Vene, weiter kaudal dagegen wird er in jene Rinne eingelagert gefunden, welche die Vene mit der Leibeswand bildet. Dieser ganze retroperitoneal gelegene Organkomplex, d. i. die Aorta, die beiderseitigen Kardinalvenen und der paarige Urnierengang, sind in ein eigentümliches fettartiges Gewebe eingebettet, welches den dorsalen Raum der Leibeshöhle unterhalb der Chorda erfüllt. Am lebenden Objekt präsentiert sich dieses Gewebe als eine dunkle Masse, die aus stark lichtbrechenden Kügelchen zu bestehen scheint. In Schnitten von Objekten, welche in Paraffin eingebettet waren, findet man an Stelle dieses Fettgewebes ein Maschenwerk, an dessen Wandungen feine Granula angelagert sind. Den Inhalt der Maschenräume dürften die beim Konservierungs- und Einbettungsprozeß angewandten Reagentien, d. i. der Alkohol und Xylol, entfernt haben.

Ihrer physiologischen Bedeutung nach steht die hintere Kardinalvene in den zur Untersuchung gelangten Altersstadien hauptsächlich in Beziehung zur Aorta, indem sie das Blut der segmentalen Gefäße aufnimmt und dem Herzen zuführt. Bezüglich der Anordnung der metameren Arterien und Venen besteht dasselbe Verhältnis wie im Gebiete der vorderen Kardinalvene. Die Cardinalis posterior erhält aber auch noch Blut aus der Vena subintestinalis bzw. der Arteria mesenterica, indem sie sich in der Region des Enddarmes mit mehreren Kollateralästen mit dem Endabschnitt

der letztgenannten Vene verbindet. Auf Schnitten sowohl durch junge Stadien bis 7 *mm* als auch von erwachsenen Ammocoetes erscheint das Lumen der Kardinalvene unverhältnismäßig groß im Vergleich zur Aorta und es scheint jene sozusagen ein Blutreservoir darzustellen. Zwischen den beiderseitigen Venen findet nirgends eine Kommunikation statt (Taf. III, Fig. 11, 12 u. 13 *V. c. p.*, *V. cd.*).

Es erübrigt nun noch, die Art und Weise zu schildern, wie die Hauptvenenstämme, das sind die vorderen und hinteren Kardinalvenen, die Vena jugularis ventralis und die Vena subintestinalis, in das Herz bzw. in den Sinus venosus einmünden.

Die diesbezüglichen Verhältnisse hat bereits GOETTE (23, pag. 77—81) unter Zugrundelegung der Entwicklungsgeschichte beschrieben. Nach diesem Autor treten zuerst die rechte und linke Darmlebervene auf, welche das Blut des subintestinalen Venensinus resp. später der Subintestinalvene in den Sinus venosus überführen. Die dann auftretende vordere und hintere Kardinalvene betrachtet er als anfangs getrennte einfache Äste der Darmlebervenen. Erst allmählich ziehen sich die Mündungen dieser Gefäße jederseits zu einer einzigen zusammen und dadurch kommt es zur Bildung eines besonderen unpaaren Mündungsstückes, des Ductus Cuvieri, welcher die vordere und hintere Kardinalvene gemeinsam mit der Stammvene verbindet. Durch eine Verschiebung nach vorn mündet er dann selbständig in den Sinus ein. Diese Verhältnisse sind aber keine bleibenden, indem eine Asymmetrie in der Anordnung der genannten Venen dadurch zustande kommt, daß sowohl der linke Ductus als auch die linke Darmlebervene atrophiert.

In jenem Stadium der Entwicklung, nach welchem die Fig. 1 der Tafel I entworfen wurde, besteht schon der Zustand, daß sich die vordere und hintere Kardinalvene vor ihrer Einmündung in den Sinus venosus zu einem kurzen gemeinsamen Stück, dem Ductus Cuvieri, vereinigen. Es scheint aber, daß die genannten Venen der rechten und linken Seite in dem Fortschreiten der Bildung des Ductus Cuvieri nicht gleichen Schritt halten, da wiederholt auf der linken Seite dieser Prozeß weiter gediehen gefunden wurde.

Bei den ältesten Stadien der aus den Eiern erzogenen Querder von 7 *mm* Länge konnte zwar ein deutliches Schwächerwerden des linken Ductus Cuvieri, nicht aber ein vollständiges Obliterieren beobachtet werden, wie dies GOETTE für noch ältere Ammocoetes angibt. Der rechte Ductus Cuvieri dagegen erscheint in solchen 7 *mm* langen Tieren sehr erweitert und steht an seinem Ursprung

mit der Kardinalvene der Gegenseite in offener Verbindung, auf welche Eigentümlichkeit bereits RATHKE (86, pag. 100) aufmerksam gemacht hat. Das Blut dieser Vene nimmt daher leichter den direkten Weg durch den rechten weiteren Ductus als durch den linken engeren. An dieser Seite reichen die Nierenkanälchen auffallend tiefer herab im Vergleich mit der Gegenseite. Die Einmündung des linken Ductus Cuvieri liegt auch etwas weiter kaudal als die des rechtseitigen und in direkter Anlehnung an den vorderen Leberrand. Zugleich ist an der Einmündungsstelle eine Einschnürung des Ductus zu bemerken, welches Moment wohl auf den Modus hinweist, wie dieser Gefäßteil außer Funktion gesetzt wird. An Schnittserien durch erwachsene Ammocoetes kann man sich leicht von dem von GOETTE beschriebenen und im Vorstehenden besprochenen Verhältnis überzeugen, welches darin besteht, daß beim Querder der linke Ductus Cuvieri ganz verödet und daß dann das Blut der linken vorderen und hinteren Kardinalvene durch die erwähnte neu auftretende Verbindung zwischen den beiderseitigen Venenzügen den Abfluß zum Herzen durch den rechten Duktus findet. Der entgegengesetzte Zustand dagegen liegt nach den Angaben von RETZIUS (91) und JOH. MÜLLER (73) bei den Myxinoiden vor. Es ergibt sich also, daß sich die Asymmetrie im Bereiche der vier Hauptvenen frühzeitig vorbereitet. Das Motiv für diese Inkongruenz dürfte wohl in der sich hieraus ergebenden vorteilhafteren Raumökonomie zu suchen sein.

IV. Zusammenfassung der Ergebnisse.

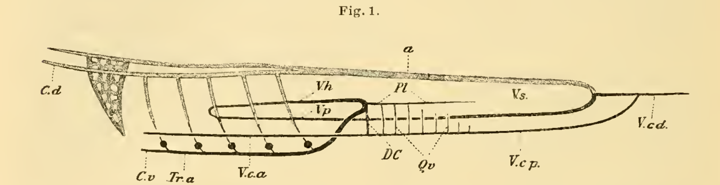
Zur Verwertung der aus der vorliegenden Untersuchung resultierenden Ergebnisse wird es zunächst notwendig sein, das behandelte Blutgefäßsystem in seinen Komponenten mit jenem anderer Vertebraten bzw. Chordoniergruppen zu vergleichen, insbesondere um die Homologien zu bestimmen.

Nach den Ausführungen LEGROS' (61) können wir die Aorta und den gesamten Zug der Vena subintestinalis (einschließlich Truncus arteriosus) des Amphioxus ohne nochmalige Begründung mit den gleichnamigen Gefäßstämmen des Ammocoetes und der Cranioten homologisieren. Bei Amphioxus finden sich dann auch noch zwei Lateralvenen, die als Kardinalvenen gedeutet werden. Diese stehen durch zwei quere Anastomosen mit der subintestinalen Vene in Verbindung. BURCHARDT (5) homologisiert diese beiden Venenanastomosen mit den Ductus Cuvieri der Vertebraten, während neuerdings ZARNIK (113) nachwies, daß diese zwei aus segmentalen

Quervenen zwischen der Kardinalvene und der Parietallakune hervorgegangen seien. Dort, wo sich die Vena hepatica und die beiden Ductus vereinigen, entsteht ein venöses Zentrum, das in Konsequenz der erwähnten Auffassung als Sinus venosus zu bezeichnen ist. In dem sich an den letztgenannten Sinus anschließenden Teil des subintestinalen Venenzuges müssen wir jenen Abschnitt erblicken, welcher dem Herzen der Wirbeltiere entspricht (Textfig. 1).

Was die als Venae cardinales aufgefaßten Lateralvenen anlangt, so liegen diese im Niveau der Genitalorgane, also weit entfernt von dem Zug der Aorta, während wir jene bei den Vertebraten immer in nächster Nähe derselben gelagert finden. Dies mag vielleicht durch die besonderen anatomischen Verhältnisse der Kiemenregion des Amphioxus bedingt sein. Im übrigen ist aber die topographische Lage des als Kardinalvene bezeichneten Gefäßzuges die gleiche wie bei den Wirbeltieren, so daß die obige Auffassung

Fig. 1.



Schema des Blutgefäßsystems des Amphioxus, kombiniert nach LEGROS und ZARNIK.

gerechtfertigt erscheint. Auch in funktioneller Beziehung finden wir eine Übereinstimmung insofern, als die Kardinalvene des Amphioxus hauptsächlich das Blut der somatischen Gefäße aufnimmt. Das Kapillarlakunensystem der Geschlechtsorgane, das den Lateralvenen eingeschaltet ist, vergleicht ZARNIK (113, pag. 624) mit dem Nierenpfortadersystem der Cranioten.

Es möge speziell auch noch auf den Umstand hingewiesen sein, daß die Aortenwurzeln auch bei Amphioxus über die eigentliche Kiemenregion hinaus eine Verlängerung, die wir als Carotis dorsalis bezeichnen können, besitzen, und daß diejenige der rechten Seite mit einem Gefäßbogen in Verbindung steht, der seinerseits wieder einen Zusammenhang mit einer der beiden das Mundgebiet versorgenden und aus dem ersten Branchialbogen entspringenden Arterien besitzt. Letztere ließen sich der Carotis ventralis des Ammocoetes vergleichen.

Auch bei Ammocoetes finden sich drei Hauptgefäßzüge (Taf. I, Fig. 1), welche parallel der Längsachse des Körpers angeordnet sind,

und zwar einerseits die Aorta zwischen Darm und Chorda dorsalis gelegen und andrerseits drei Venenstämme, die mit ihr in Beziehung stehen. Der eine ist die splanchnische Vene, die Vena subintestinalis (d. h. V. omphalo-mesenterica und V. subintestinalis s. st.), die beiden anderen werden durch die paarige Vena cardinalis repräsentiert.

Wir wollen zunächst das Verhältnis des Subintestinalvenenstammes und der Aorta besprechen. Letztere beginnt in der Oberlippe und reicht bis ins Schwanzende. In der Region bis zur Gehörblase ist sie paarig, der restliche Teil dagegen unpaarig. Den paarigen Abschnitt bezeichnen wir als die rechte und linke Carotis dorsalis, welche an der Basis des Gehirns zu liegen kommen. Die typische Lage der Aorta ist in der ganzen Strecke ihres unpaaren Abschnittes an der Ventralseite der Chorda, der sie dicht angelagert erscheint. In der Ausdehnung des Kiemendarmes wird der Gefäßstamm an der ventralen Fläche von der Darmschleimhaut bedeckt. Im Bereiche der Leibeshöhle dagegen hat er die direkten Beziehungen zum Darm verloren und ist dann an der dem Coelom zugekehrten Fläche vom Peritoneum resp. von Fettgewebe überkleidet. In der Schwanzregion findet man ventral von der Aorta die Vena caudalis.

Das Subintestinalgefäß reicht vom Darmende bis in die Region der Unterlippe. In der Leber löst sich das Gefäß in ein Pfortadersystem auf; die in der Anlage in Zweizahl vorhandenen Darmlebervenen sind den Venae omphalo-mesentericae der Selachier homolog. In seiner ganzen Ausdehnung behält das genannte Gefäß die engsten Beziehungen zum Darme, indem wir es der Wand desselben eingelagert finden.

Die Beziehungen des in Rede stehenden Gefäßstammes zur Aorta erscheinen uns in ihrer ursprünglichen Form noch in der Kiemenregion erhalten zu sein. Hier sind beide Gefäßzüge durch quere (splanchnische) Gefäßbögen, das sind die Gefäße der Kiemenbogen, miteinander verbunden. Ein solches Verhältnis hat wohl früher einmal auch in der Ausdehnung des übrigen Darmes bestanden, wie dies heute noch beim Amphioxus angedeutet ist, nur mit dem Unterschiede, daß in diesem Teile die Gefäßanordnung eine nutritive und resorbierende Bedeutung hatte, während im Bereiche des Kiemendarmes das respiratorische Moment das herrschende wurde. Beim Ammocoetes findet sich an Stelle der direkt aus der Aorta in die Darmwand übergehenden Arterienzweige, die nach der bestehenden Annahme bei den Vorfahren der Vertebraten einmal

metamer angeordnet gewesen sein dürften, eine einzige starke Arterie, die Arteria mesenterica. Ferner ist beim Querder der unmittelbar hinter der Kiemenregion gelegene Teil des subintestinalen Gefäßes zu einem Herzen differenziert, während bei Amphioxus der Truncus arteriosus selbst pulsiert und so die Stelle eines Herzens vertritt.

Die Kiemenbogengefäßverbindungen sind, wie dies die Entwicklungsgeschichte lehrt, splanchnischer Natur, d. h. Darmgefäße. Die Gefäßbogen werden zunächst als eine kontinuierliche Verbindung zwischen dem Ventralgefäß des Darmes und der Aorta angelegt. Diese primären Gefäße liegen dem Epithel des Kiemendarmes unmittelbar an und lateral von ihnen trifft man den Komplex des branchialen Coeloms. Im Verlauf der weiteren Entwicklung teilt sich dann der ursprünglich kontinuierliche Gefäßbogen in ein zuführendes und abführendes Gefäß, zwischen welchen sich später das Kiemenkapillarsystem einschaltet. Lateral von den Kiemenbogengefäßen kommt die splanchnische Muskulatur und der Kiemenknorpel zu liegen.

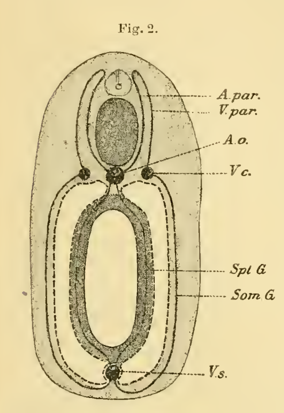
In derselben Weise wie im Kiemendarm finden wir quere Gefäßverbindungen zwischen der Subintestinalvene und der Arteria mesenterica, welche die Summe der direkt aus der Aorta zum Darm übertretenden Darmarterien vertritt, unmittelbar dem Darmepithel anliegend. Wir müssen daher die Aortenbogen homodynam den queren Darmgefäßen setzen, in welchen das Blut in dorso-ventraler Richtung strömt. In den Aortenbogen ist die Blutstromrichtung dagegen ventro-dorsal. Es drängt sich uns daher die Frage auf, in welcher Weise dieser Gegensatz zu erklären sei.

Bringen wir das ursprüngliche Verhältnis in ein Schema, so wollen wir annehmen, daß der wenig differenzierte Darm in seiner ganzen Ausdehnung zwischen den beiden genannten Hauptgefäßen quer zur Darmachse verlaufende Gefäßverbindungen besaß. Die Blutstromrichtung war im Dorsalgefäß von vorn nach hinten, in dem Ventralgefäß in umgekehrter Orientierung und in dem queren Darmgefäße dorso-ventral. Nun sehen wir, wie erwähnt, diesbezüglich eine Differenz zwischen der Stromrichtung der Darmgefäße, wo noch der primäre Zustand besteht, und jener in der Kiemenregion, wo das Blut von der Ventral- nach der Dorsalseite abfließt. Dieser Gegensatz der Verhältnisse ist in Organen, die homodynam sein sollen, ein sehr auffallender. Für das Zustandekommen dieser sekundären Zustände dürfte die Ursache darin zu suchen sein, daß Differenzierungen, welche im Darm Platz gegriffen haben, wie die Bildung der Leber etc., in der heutigen Herz- und Leberregion

die regelmäßige Anordnung der queren Gefäßanastomosen gestört und das Schwinden derselben zur Folge hatten. Dies verursachte wieder eine Störung des gleichmäßigen Blutdruckes im Sinne der Vergrößerung des Druckes in diesem Gebiete der Vena subintestinalis und infolgedessen wurde hier die Muskulatur stärker und die Pulsationen kräftiger. Dies mußte schließlich dazu führen, die Blutstromrichtung in der vorderen Partie des Darmes umzukehren. Dieser Abschnitt des Darmtraktus war überdies für die Ausbildung einer Darmatmung, da in ihn das Wasser am sauerstoffreichsten sein mußte, allein der geeignete (Textfig. 2).

Der Ammocoetes besitzt 7 Kiemenspalten und dementsprechend 8 Kiemenbogen. Als erster Branchialbogen wird der Hyoidbogen bezeichnet, welcher durch den Besitz der Pseudobranchialrinne ausgezeichnet ist. Im Vergleich zu den Haifischen und Ganoiden fehlt daher dem Querder die Spritzlochspalte der Selachier. Dohrn (11) hat die Pseudobranchialrinne als eine nicht zum Durchbruche gelangte Branchialspalte erklärt. Wie sich an Horizontalschnitten durch entsprechend junge Entwicklungsstadien von Ammocoetes zeigen läßt und wie Goette (23) den Nachweis gebracht hat, ist diese Auffassung Dohrns eine irrtümliche. Die Stelle der Spritzlochspalte unseres Objektes ist vielmehr in dem Grunde der Nische zu suchen, welche das Velum mit dem Hyoidbogen bildet (Taf. III, Fig. 14). Da eine Kiemenspalte nur zwischen zwei Kiemenbogen denkbar ist, so muß vor der erwähnten Spiracularspalte noch ein zugehöriger Bogen gelegen sein und als der Rest eines solchen resp. als ein modifizierter Kiemenbogen ist das Velum anzusehen, welches, wie im deskriptiven Teil gezeigt wurde, eine Gefäßanordnung besitzt, die die Charaktere eines echten Kiemenbogens erkennen läßt. Nun finden wir aber vor dem Mandibularbogen, d. i. Bogen des Velums, sowohl im Mundring als auch in der Lippe des Querders Gefäßanordnungen, welche wie in den Branchialbögen quere Verbindungen zwischen dem Truncus arteriosus und der Aorta darstellen. Demnach müßten der Ammocoetes oder die Vorfahren desselben einst in der heutigen

Fig. 2.



Schema der somatischen und splanchnischen Gefäßbogen der Vertebraten.

Mundregion noch 2—3 Branchialspalten besessen haben, die aber verloren gegangen sind.

Das Velum, eine Bildung, die der Rachenhaut der Vertebraten homolog zu setzen ist, könnte man definieren als das Diaphragma des Mandibularbogens im Sinne NESTLERS (79), funktionell ist es als ein automatisch und beständig arbeitender Klappenapparat zwischen Mund und Kiemendarm tätig. Infolge dieser ununterbrochenen Arbeitsleistung ist die reichliche Versorgung des Velum mit arteriellem Blute in erhöhtem Grade nötig und wir sehen, daß es tatsächlich von zwei Seiten einen arteriellen Zufluß besitzt, nämlich sowohl durch die Arteria als auch Vena spiraculi, welche beide sauerstoffreiches Blut enthalten. Die Abfuhr des venösen Blutes besorgen dagegen zwei neue Venen, welche, wie erwähnt, nicht in das Schema der übrigen Körpervenen einzureihen sind.

Wahrscheinlich war es die Bildung der Mundhöhle als ein eingestülpter Teil des Ektoderms, welche das Zustandekommen bzw. den Durchbruch der Kiemenspalten unmöglich gemacht hat bzw. deren Obliteration verursachte. Die teilweise Änderung der Blutstromrichtung in den branchialen Gefäßbögen der Mundregion bzw. der Carotis ventralis und dorsalis, sowie die Verbindung jener mit Körpervenen ist dadurch bedingt, daß mit der Bildung der Mundhöhle ein Funktionswechsel des Gefäßsystems dieser Partie eintreten mußte, indem an Stelle der respiratorischen Tätigkeit die nutritive trat.

Die Carotis dorsalis ist ohneweiters als eine Verlängerung der Aorta erkennbar, dagegen gilt dies für die Carotis ventralis, sie als eine Fortsetzung des Truncus arteriosus zu definieren, nicht ohneweiters, da diese aus der Vereinigung von 3 Kiemenvenen hervorgeht. Es wurde aber bereits im deskriptiven Teil darauf hingewiesen, daß man in jüngeren Entwicklungsstadien, als das in Fig. 1, Taf. I dargestellte, einen direkten Ursprung aus dem Truncus arteriosus beobachten kann. Der Zusammenhang mit den Kiemenvenen bildet sich erst später als eine physiologische Notwendigkeit heraus.

Neben dem splanchnischen Gefäßsystem finden wir ferner noch ein somatisches. Dieses besteht aus einer Gefäßverbindung zwischen der Aorta und den Venae cardinales, dazu kommt noch ein nur im Bereiche des Kiemenkorbes befindliches System von Venen, welche eine branchiomere Anordnung zeigen und welche ferner einerseits mit den Venae cardinales, andrerseits mit einer sich direkt in den Sinus venosus ergießenden ventralen Sammelvene, der Vena jugularis ventralis, in Verbindung treten.

Die Vena cardinalis, wenn wir so kurz den ganzen Zug benennen wollen, begleitet die Aorta in der Ausdehnung von der Ohrblase bis zur Schwanzregion, wo sich die beiderseitigen Kardinalvenen zur Vena caudalis vereinigen. Im Bereiche des Kiemenkorbes liegt die Kardinalvene zu beiden Seiten der Aorta und medial von der somatischen Muskulatur. Der lateralen Seite der genannten Vene liegen die sechs Vagusganglien als langgestreckte Ganglienzellanhäufungen an. Ferner ist hervorzuheben, daß sie über den dorsalen Spangen des Kiemenknorpelapparates hinweg zieht; eine Ausnahme hiervon macht nur die Knorpelspange des Glossopharyngeusbogens. Als ein weiteres charakteristisches Merkmal sei angeführt, daß die spinalen Nerven die in Rede stehende Vene lateral umgreifen. In der Ausdehnung der Leibeshöhle behält letztere zusammen mit der Aorta die typische Lage unterhalb der Chorda bei, aber die drei Gefäßzüge liegen derart in der Leibeshöhle, daß sie sich in den dorsalen, gewölbten Teil der Decke der Coelomhöhle einlagern. Sie nehmen eine retroperitoneale Lage ein. Der Raum, der zwischen ihnen bleibt, ist erfüllt mit Fettgewebe. Die Vena cardinalis anterior bildet in der Kopfniere einen Pfortaderkreislauf. Vom Nierenorgan nach rückwärts findet man medial von der Vena cardinalis posterior den Wolffschen Gang.

In der Afterregion vereinigen sich die beiderseitigen Kardinalvenen zur Kaudalvene, die ihre Lage dicht unter der Aorta einnimmt. Knapp vor dem Chordaende bilden dann schließlich die beiden genannten Gefäße eine Schleife, so daß das Blut aus der Aorta direkt in die Vene übertritt.

Bei dem jungen Querder stehen die beiderseitigen Kardinalvenenzüge mit der Aorta hauptsächlich im Sinne eines somatischen, parietalen Blutgefäßsystems in Verbindung. Später treten diese Venen auch noch mit den Gonaden und der Urniere in Beziehung, indem diese ihre nutritiven Gefäße von der Aorta empfangen und das venöse Blut an die in Rede stehenden Venen abgeben.

Die somatischen Gefäße sind die Parietalarterien, welche, aus der Aorta entspringend, nahezu senkrecht entlang der Myosepten aufsteigen, und ferner die Parietalvenen, welche parallel mit den Arterien ebenfalls entlang der Muskelsepten zur Kardinalvene herabsteigen. Zwischen den benachbarten Parietalgefäßen bilden sich horizontale Verbindungen aus. Eine derartige regelmäßige Anordnung der Gefäße findet man ungefähr vom achten Metamer angefangen. In den Segmenten von hier an gerechnet nach vorn tritt immer mehr die Tendenz hervor, daß einzelne Gefäße vikarierend

für andere eintreten und dabei an Stärke zunehmen. Insbesondere zeigen dies die Hirnvenen. Auf diese Weise ist die Vena lateralis capitis und die Vena cerebri posterior entstanden. Erstere repräsentiert eine jener horizontalen Anastomosen, wie solche zwischen den Parietalgefäßen vorkommen, während das letztgenannte venöse Gefäß einer Parietalvene selbst entspricht. Für die Lateralvene des Gehirns ist als das unterscheidende Merkmal gegenüber der Kardinalvene hervorzuheben, daß sie extrameningeal oberhalb der Leiste der Gehirnganglien verläuft. So sehen wir beim Ammocoetes die Bildung der zerebralen Gefäße aus den metameren Parietalgefäßen demonstriert. Die Abweichungen von der typischen Anordnung der letzteren ist damit zu erklären, daß die Umbildung des Vorderendes des Medullarrohres zum Gehirn, daß das Auftreten der großen Gehirnganglien und weiters, daß die Entstehung der Sinnesorgane in ihrer Gesamtheit auf die ursprünglichen Verhältnisse der Metameren verändernd einwirkten, und dadurch mußte auch das Blutgefäßsystem in seiner ursprünglichen Beschaffenheit beeinflußt und verändert werden. Das stärkere Wachstum des Gehirns gegenüber dem Rückenmark machte eine kräftigere Ernährung und einen regeren Gasaustausch nötig, daher sind die Gehirnarterien größeren Kalibers als die Parietalarterien. Der geringen Zahl der Gehirnvenen, aber von bedeutendem Querschnitt, entspricht die Raum- und Kraftökonomie.

Wie bereits erwähnt, finden sich beim Ammocoetes im Bereiche des Kiemenkorbes noch Venen, welche ein System von Längs- und Quervenen bilden, so daß eine Art Venengitterwerk entsteht. Die Quervenen stimmen in ihrer Zahl mit der Branchiomerie überein. Diese Hautvenen breiten sich in der Seitenwand des Kiemenkorbes in der Ausdehnung zwischen den ventralen und dorsalen (horizontalen) Knorpelspangen des Kiemenskeletes aus. Sie liegen in Bindegewebe eingelagert und die längsverlaufenden Venen werden von dem Seitenrumpfmuskel bedeckt. Zur splanchnischen Muskulatur nehmen sie alle eine laterale Lage ein.

In physiologischer Beziehung ist dieses Venensystem dadurch bemerkenswert, daß es mit den Arterien in keinem direkten Zusammenhang steht. Es setzt sich einerseits mit der vorderen Kardinalvene durch metamer angeordnete, kurze Anastomosen in Verbindung und andrerseits wird der hauptsächlichste Teil der Blutmenge desselben durch eine unpaare, ventral vom Herzen in den Sinus venosus einmündende Vene, die Vena jugularis ventralis, übergeführt. Beim erwachsenen Ammocoetes und auch beim Petromyzon

finden sich in dieser Region ausgedehnte Bluträume und Lakunen, und es ist sehr wahrscheinlich, daß diese aus jenem Venensystem hervorgehen. Die Bedeutung von respiratorischen Einrichtungen dürften diese Gefäße kaum haben, da sie ja in einer Region liegen, die ohnedies diesem Zwecke dient. Sie wurden als Lymphräume aufgefaßt und mit jenen der Amphibien verglichen. Da die besprochenen Bildungen nichts von den Charakteren des Lymphgefäßsystems besitzen und sich andrerseits vom echten Blutgefäßsystem nicht unterscheiden, so ist diese Auffassung als eine nicht zutreffende zu betrachten. Die ganze Anordnung dieser Hautvenen spricht vielmehr für eine spezielle Funktion derselben. Diese könnte entweder im mechanischen Sinne wirken, indem die Blutlakunen bei dem Leben des Querders im Sande und Schlamm als Schwellkörper die Kiemenregion vor Druck schützen, oder die Bedeutung könnte auch in einer chemischen Richtung gelegen sein.

In dem präotischen Abschnitt des Ammocoeteskopfes fehlt bis auf einen Rest das System dieser Hautvenen und man könnte daran denken, dies im Zusammenhang mit dem Wegfall der Kiemenspalten, bzw. mit den hier eingetretenen Veränderungen, von welchen früher die Rede war, in Zusammenhang zu bringen. Ein Rest ist jedoch repräsentiert durch die Vena facialis, welche im Gebiete der Oberlippe mit den Endverzweigungen der Carotis ventralis und dorsalis in Zusammenhang steht. Letzteres Moment, speziell die Beziehungen zur Carotis dorsalis, wäre eigentlich das für die Vena cardinalis charakteristische Merkmal, und es liegt die Versuchung nahe, die Gesichtsvene als das distale Ende der vorderen Kardinalvene aufzufassen. Dagegen spricht aber die oberflächliche Lage dieses Gefäßes, das lateral von der splanchnischen Muskulatur gelegen ist, während jene Vene innerhalb der Schichten der Kiemenmuskeln zu liegen kommt. Als Grenze zwischen der Vena cardinalis und der Vena facialis bzw. den Hautvenen würde die Stelle zu betrachten sein, wo vor der Ohrblase die Vena cerebri media in den in Rede stehenden Venenzug einmündet.

Die Vena ventralis und dorsalis veli sind Gefäße, welche in keinem der besprochenen Venensysteme unterzubringen sind.

Es ist endlich noch ein spezieller Venenzug, nämlich die Vena jugularis ventralis, zu nennen, die mit dem Verbreitungsgebiete der Arteria lingualis bzw. der Carotis ventralis sowie mit der Arteria thyreoidea in Beziehung steht und die die Bedeutung eines ableitenden Gefäßes für die genannten nutritiven Arterien hat. Die Entstehung dieser unpaaren Halsvene ist als eine physio-

logische Notwendigkeit in Hinblick auf den Umstand zu betrachten, daß im Gebiete des Kiemenapparates nutritive Gefäße durch Umwandlung von branchialen Gefäßbogen gebildet wurden, die ableitende Venen haben mußten. Die Erscheinung, daß die vordersten Gefäßbogen nicht mehr im Sinne der respiratorischen Tätigkeit funktionieren, sondern in nutritive Gefäße umgewandelt sind, finden wir schon bei Amphioxus und es scheint dies also einen sehr alten Zustand zu repräsentieren, auf welchen sich andrerseits die Bildung solcher Gefäße, wie die der beiden Carotis aller Wirbeltierklassen, selbst der höchst entwickelten, zurückführen lassen. Mit dem Hautvenensystem tritt die Vena jugularis ventralis an dem Vorderende der Thyreoidea und am Hinterende des Kiemenkorbes in Verbindung. Dieser Venenstamm besteht aber nur kurze Zeit, indem er bei Querdern von 7 *mm* Länge, wie solche für die Herstellung der Fig. 1 in Taf. I zur Untersuchung kamen, schon vielfach nicht mehr vorgefunden wurde und obliteriert war. Es ist daher die Frage, ob die Vena jugularis ventralis in der Ausdehnung vom hinteren Ende des Kiemenkorbes bis zur Einmündung in den Sinus venosus als der verbleibende Rest dieses eben beschriebenen unpaaren Venenzuges aufzufassen sei, oder ob dieser Abschnitt durch Verschmelzung aus den ventralen Längsvenen des Hautvenensystems hervorgegangen ist. Wir möchten der ersteren Meinung zuneigen.

Zarnik (113) hat bei Amphioxus eine Anzahl von Venen beschrieben, welche die Vena cardinalis posterior mit der Parietallakune verbinden und die in den sogenannten Müllerschen Strängen verlaufen. Nach der Ansicht dieses Autors sind der Ductus Cuvieri und die Quervenen homodyname Bildungen und er erklärt daher den Ductus Cuvieri des Amphioxus als nichts anderes, als eine stärker ausgebildete segmentale Quervene (Textfig. 1). Da sich beim Ammocoetes in dessen Kiemenregion branchiomer angeordnete Quervenen finden, welche mit der Kardinalvene in Verbindung stehen, so liegt die Veranlassung vor, zu prüfen, ob eine der Ansicht Zarniks ähnliche für die von uns untersuchte Form in bezug auf die Genese des Ductus Cuvieri verfechtbar wäre. Wie schon früher hervorgehoben, liegt bei Amphioxus die Kardinalvene weit abgerückt von der Aorta, d. i. am ventralen Rande des Seitenrumpfmuskels, so daß der Ductus Cuvieri, um sich mit dem Sinus venosus verbinden zu können, von der Kardinalvene aus ein ziemliches Stück nach der Dorsalseite hin aufsteigen muß, während sich beim Ammocoetes der Ductus mit dem ventral von den Stammvenen befindlichen Sinus vereinigt. Die bezüglichen Verhältnisse bei beiden

Formen lassen sich daher nicht blindlings miteinander vergleichen. Man könnte aber daran denken, dasselbe Prinzip für Ammocoetes in Anwendung zu bringen und den Ductus Cuvieri aus der Reihe der Venae superficialis transversales hervorgehen zu lassen, welche den Wert pleuraler (somatischer) Gefäße hätten. Diesen Gedanken könnte man nur durch die Annahme weiterspinnen, daß Vorfahren ein Blutgefäßsystem besaßen, welches der Hauptsache nach aus folgenden Teilen bestand, wie dies im beistehenden Schema (Textfig. 2) veranschaulicht ist. Im dorsalen Darmmesenterium, und zwar an der Stelle, wo dieses von der Decke der Leibeshöhle entspringt, lag die Aorta eingebettet, während die Vena subintestinalis an der Aussatzstelle des ventralen Mesenteriums am Darme verlief. Seitlich von der Aorta befanden sich die Kardinalvenen. Diese vier parallel der Körperachse angeordneten Gefäßzüge waren im ganzen Körper durch quere Gefäßzüge so verbunden, daß die Aorta mit der Subintestinalis durch splanchnische Quergefäße ein System bildeten und andrerseits die Seitengefäße, d. s. die Kardinalvenen durch pleurale (somatische) Gefäßanastomosen mit der Subintestinalis in Verbindung traten (Textfig. 2, *Spl. G.*, *Som. G.*). Die somatischen Quergefäße dienten vielleicht in jener Zeit einer kräftigen Hautatmung. Das dorsoventrale Dissepiment gestattete den bezüglichen Quergefäßen die Passage. Der Ductus Cuvieri wäre dann als ein Parietalgefäß aufzufassen, welches auf dem Wege des Myoseptums seines Segments in die Leibeshöhle gerückt sei.

Andrerseits hatte GOETTE (23) beobachtet, daß die Kardinalvenen bei dem sich entwickelnden Tiere als auswachsende Äste der Darmlebervenen entstünden, die später mit ihren Endabschnitten verschmelzen und so den Ductus Cuvieri bilden. Diese Befunde lassen letztere in einem ganz anderen Licht erscheinen, wenn hier nicht kaenogenetische Eigentümlichkeiten vorliegen, und dafür sprechen manche Tatsachen des Entwicklungsmodus der genannten Venen bei anderen Vertebratengruppen.

Ehe wir die bei dem Querder gefundenen Gefäßverhältnisse mit jenen der Fische vergleichen, wollen wir erst sehen, wie sich das Blutgefäßsystem der geschlechtsreifen Cyclostomen gegenüber dem der Larve verhält. Unsere Kenntnisse bezüglich der Gefäße erwachsener Formen sind leider lückenhaft und wir müssen uns hauptsächlich an die Angaben JOH. MÜLLERS (73), dem Bdellostoma für seine Untersuchungen vorlag, halten. Die Abhandlung von RETZIUS (91) war uns leider nicht zugänglich. Was zunächst den Truncus arteriosus und die Verteilung der Kiemenarterien an-

langt, so finden wir bei Petromyzon dieselben Verhältnisse wie bei Ammocoetes, dagegen besitzen die Myxinoiden in jedem Kiemenbogen zwei Arteriae branchiales. Bemerkenswert ist bei letzterer Gruppe die Tendenz, in dem vorderen Bereich des Kiemenapparates eine der Aorta parallele Vena branchialis communis zu bilden. Für die Kiemenvenen der ersten zwei Bogen ist dies Verhalten das typische und die Fortsetzung dieser Venenanastomose nach vorn ist dann jederseits die Carotis dorsalis. Bei Bdellostoma findet sich ferner ein Circulus cephalicus. Joh. Müller fand sowohl bei Bdellostoma Forsteri, als auch bei Myxine die Reste von 2 Ductus Botalli der Kiemenarterie der vordersten Kieme, welche nach seiner Meinung die Arteriae branchiales mit dem Arteriensystem verbunden hatten und offenbar weite Aortenbogen gewesen waren. Somit scheinen auch bei den erwachsenen Cyclostomen noch Aortenbogengefäße vor der jetzigen Kiemenregion ähnlich wie beim Querder zu bestehen. Im übrigen ergibt sich, daß das Arteriensystem insbesondere die Carotis dorsalis in manchen Punkten von den geschilderten Verhältnissen beim Querder abweicht.

Bei den Selachiern werden, ausgenommen natürlich die beiden Formen Hexanchus und Heptanchus, im ganzen 6 Aorten- bzw. Kiemenbogen angelegt. Die Kiemenbögen als solche, oder besser gesagt die Komponenten, aus welchen diese hervorgegangen sind, können wir als homolog zu jenen der Cyclostomen betrachten. Dagegen besteht ein fundamentaler Gegensatz, wie Goette (25) nachgewiesen hat, zwischen den Kiemen als solche jener der letztgenannten Tiergruppe und der Haifische wie überhaupt der Fische. Die Rundmäuler besitzen endodermale Kiemenbildungen, Darmkiemen, während die Fischkieme eine ektodermale Bildung ist, es sind dies Hautkiemen, eine Ausnahme hiervon bildet nur die Spritzlochkieme und Pseudobranchie, welche rudimentäre Darmkiemen der ersten Kiementasche in der Klasse der Pisces darstellen.

Der erste Branchialbogen der Selachier ist der Hyoidbogen, er entspricht dem ersten die Pseudobranchialrinne tragenden Kiemenbogen des Ammocoetes. Somit besitzt die letztgenannte Form zwei Kiemenbogen und Spalten mehr als das Gros der Haifische. Ähnliche kiemenbogenartige Gefäßverbindungen, wie wir sie bei Ammocoetes in der prämandibularen Region gefunden haben, sind bis jetzt bei den Selachiern nicht nachgewiesen worden. Die primitiven Aortenwurzeln formieren durch Verschmelzen an der Stelle des Ursprunges des ersten Aortenbogens einen Sinus arteriosus und da

caudalwärts von dieser Stelle die Aortenwurzeln getrennt bleiben, so ist dadurch ein Circulus arteriosus cephalicus gebildet. Die Gefäßanordnung des Mandibularbogens zeigt insoferne den gleichen Charakter wie bei Ammocoetes, als auch hier das zuführende Gefäß nicht mehr direkt aus dem Truncus entspringt, sondern das Blut aus der Arteria efferens des Hyoidbogens erhält. Aus dieser Anastomose entspringt ferner die Arteria thyreoidea. Dohrn sagt: „Ihren Ursprung aus dem vorderen Winkel der Hyoidarterie, ihr Verlauf und Verbindung mit den Venen des Hyoidbogens deuten augenscheinlich darauf hin, daß hier einstens eine vollkommen entwickelte Kiemenspalte bestand", und er schließt daraus weiter, daß wir es bei der Glandula thyreoidea mit dem letzten Rest der zwischen Hyoidbogen und Hyomandibularbogen zugrunde gegangenen Kiemenspalte zu tun haben. Indem wir in bezug auf die erste Annahme Dohrns beistimmen, möchten wir seiner Thyreoideatheorie die Thatsache entgegenhalten, daß bei Ammocoetes die Schilddrüse vom 4. Kiemenbogen aus ihr ernährendes Gefäß erhält. In Konsequenz dieser Auffassung müßte nach demselben Prinzip wie bei den Selachiern das genannte Organ beim Querder ein Derivat der vierten Kiemenspalte sein, denn gerade die Beziehung der Arteria thyreoidea der Haifische zum Hyomandibularbogen ist die einzige Stütze der genannten Theorie. Auf die Unrichtigkeit der Auffassung, in der Pseudobranchialrinne selbst, sozusagen die Raphe der zum Verschluß gelangten prähyoidalen Kiemenspalte zu erblicken, wurde schon früher hingewiesen.

Hinsichtlich der Cerebralarterien ist ein Vergleich der Verhältnisse mit jenen bei Selachiern während der Entwicklung auf Grund der uns bekannten Tatsachen mit Sicherheit kaum durchführbar. Wenn wir dagegen in den Kreis der Betrachtung das erwachsene Tier ziehen, so finden wir, daß der Komplex der arteriellen Gehirngefäße der Haifische im Prinzipe die gleiche Anordnung zeigt, wie wir es bei Ammocoetes gefunden haben. Wir halten uns hierbei an die Arbeit von Hofmann (43). Ein formeller Unterschied gegenüber den Selachiern besteht darin, daß beim Querder die Carotis cerebralis ganz verkürzt ist. Aus ihr entspringen aber sowohl bei diesem, wie bei den Haifischen zunächst Äste, welche das Vorder-, Zwischen- und Mittelhirn versorgen und ferner ein gemeinsamer, in caudaler Richtung verlaufender Gefäßstamm (Ramus caudalis Hofmann), dessen Zweiggefäße die Partie des Gehirnes von der Plica encephali nach rückwärts bis in das Gebiet des Rückenmarkes ernähren.

Von Venen der Kopfregion sind von Interesse zu vergleichen die Vena cardinalis und die Vena capitis lateralis der Selachier mit den gleichnamigen Venen des Ammocoetes, die sich als homolog bei beiden Gruppen erweisen. Die genannte Vene verläuft bei den Haifischen ebenso wie beim Ammocoetes ventral und medial von den Ganglien der Gehirnnerven (Trigeminus, Acustico-facialis, Glossopharyngeus und Vagus) und des Gehörbläschens. Auch die Lage dieses Venenzuges zur Chorda zeigt Übereinstimmung. Alsbald entwickelt sich aber noch als eine zweite Vene die schon erwähnte Vena capitis lateralis, oberhalb der genannten Ganglienreihe, während der Kopfanteil der Kardinalvene dem Schwunde anheimfällt. Die Hirnvenen der erwachsenen Haifische, und zwar die Vena cerebri anterior und posterior (Rex 92), scheinen ihrem ganzen Verhalten nach auf die Vena capitis lateralis, d. h. auf segmentale Venenzüge zurückzuführen zu sein. Bei Ammocoetes sahen wir in den arteriellen und venösen Gehirngefäßen eine verschiedene Tendenz in dem Sinne obwalten, daß die Gehirnarterien den mehr ursprünglichen Charakter beibehalten haben, d. h. daß sie getrennte, hauptsächlich quer zur Hirnachse verlaufende Gefäße geblieben sind, während bei den Hirnvenen Verschmelzungen und Reduktionen Platz gegriffen haben. Dasselbe macht sich auch an den Gehirngefäßen der Selachier geltend.

Bei Ammocoetes haben wir noch eines Astes der Carotis dorsalis, der sich in dem Mundring ausbreitet, besonders im Hinblick auf eine Bemerkung Dohrns (13, XV. Studie, pag. 393 und 400) Erwähnung zu tun. Letztgenannter Autor erkennt in der Arteria facialis Hyrtl der Selachier einen ehemaligen visceralen Gefäßbogen und verspricht diesbezüglich genauere Angaben zu erbringen. Diese Ansicht möchten wir auf Grund unserer Beobachtungen an Ammocoetes dahin korrigieren, daß dieses Gefäß nicht so sehr als ein Rest eines Aortenbogens als vielmehr als ein Teil der Aortenwurzeln anzusehen sei. Beim Ammocoetes besitzt die einer Carotis facialis entsprechende Arterie noch Gefäßzweige, die sich mit solchen der Arteria lingualis in der gleichen Weise gruppieren wie die zu- und abführenden Gefäße eines Visceralbogens. Es wären daher auch die entsprechenden Zweige der Arteria facialis der Haifische einer Untersuchung in diesem Sinne zu unterziehen. Der Hyoidsinus (Parker) der Selachier dürfte vielleicht der Vena mandibularis des Ammocoetes entsprechen.

In bezug auf die Darmvenen scheinen die Petromyzonten einen ungleich einfacheren und ursprünglicheren Typus zu repräsentieren,

als dies nach den Ausführungen RABLS (82) bei der Bildung der Vena subintestinalis der Selachier der Fall ist. Das Gefäßsystem dieser Tiergruppe in seiner Gesamtheit zeigt überhaupt gegenüber den Cyclostomen die Charaktere höherer Differenzierung, immerhin kann man aber in manchen Punkten deren Ableitung von den einfacheren Zuständen beim Querder zeigen. Neu hinzugekommen sind hier speziell die Gefäße für die paarigen Extremitäten.

Das Blutgefäßsystem der Ganoiden schließt sich in seinem allgemeinen Bauplan an das der Selachier an. Die Zahl der Kiemenbögen ist sechs. Die Zahl der Kiemenspalten variiert dagegen je nachdem ein Spritzloch vorhanden ist oder fehlt. Die Kiemen verhalten sich ihrer Natur nach ebenso wie bei den Haifischen (GOETTE 25), indem nur die Spritzlochkieme eine endodermale Bildung ist, während die eigentlichen Kiemen ektodermale oder Hautkiemen sind. Auch bei den Ganoiden finden sich, wie DEMME (7) an Acipenser gezeigt hat, sowohl ventrale Verlängerungen des Truncus arteriosus, als auch solche nach vorn verlaufende, dorsale an den Aortenwurzeln, also sozusagen die letzten Reste einer einst bestandenen branchialen Region. Zu den erstgenannten Gefäßen gehört hauptsächlich die Arteria maxillaris externa DEMME, welche aber ebenso wie bei älteren Ammocoetes nicht direkt mit dem Truncusstamm in Verbindung stehen, sondern Fortsetzungen der ventralen Kommissuren des ersten bis dritten Kiemenbogens sind. Die Arteria carotis communis DEMME ist die dorsale Verlängerung der ersten Kiemenvene. In bezug auf die weitere Verzweigung finden wir ebenso wie bei den Selachiern im Prinzip den gleichen Modus insofern, als sich der in Rede stehende Gefäßzug, den wir Carotis dorsalis nennen würden, in einen den Gesichtsteil des Kopfes versorgenden Ast, die Arteria carotis externa s. facialis DEMME und in die Arteria carotis interna s. cerebralis s. anterior DEMME, teilt. Die Arteria carotis externa entspräche dem Endzweig unserer Carotis dorsalis und würde die direkte Verlängerung der Aortenwurzeln repräsentieren, während die Arteria carotis interna, unsere Carotis cerebralis, den Wert dorsaler Zweige der Aorta bzw. der segmentalen Parietalarterien hätte. Der Eintritt dieses Gefäßes in die Schädelkapsel und zum Gehirn findet bei Ammocoetes wie bei den Selachiern, als auch bei Acipenser an der gleichen Stelle, d. i. unmittelbar vor dem Trigeminusgebiete, statt.

Ähnlich wie bei Ammocoetes findet sich bei Amia und Lepidosteus in der Region des Kiemenapparates eine Vena jugularis inferior, die bei dem erstgenannten Fisch paarig beginnt, um dann

zu einem unpaaren Gefäß zu verschmelzen, das von der Ventralseite her in den Sinus venosus einmündet, während der Knochenhecht eine durchweg unpaare Jugularvene besitzt.

Die letzte Gruppe der Fische, die zugleich zu den Quadrupeden hinüberführen, sind die Dipnoi. Das Gefäßsystem erfährt bei ihnen eine Modifikation durch den Umstand, daß neben der Kiemen- auch noch eine Lungenatmung vorhanden ist. Dies bedingt, daß eine Trennung von arteriellem und venösem Blute sowohl im Herzen, als auch im Truncus angebahnt wird, indem das ursprünglich einfache Atrium durch ein Septum in ein rechtes und linkes geschieden ist. In den rechten Vorhof mündet von nun ab wie bei allen anderen Wirbeltieren die Menge des venösen Körperblutes ein. Diese Trennung erstreckt sich aber auch auf den Truncus arteriosus und durch die zeitliche Folge wird das Zustandekommen zweier Blutströme erreicht, von welchem der eine venöses Blut in die Lunge (Schwimmblase) führt, der andere dagegen das durch die Lungen- oder Kiemenatmung sauerstoffreich gemachte Blut durch die zwei vordersten Aortenbogen in den Körper bringt.

Die Heranziehung der Schwimmblase, eines ursprünglich hydrostatischen Apparates, zur Oxygenisierung des Blutes ist wohl als eines der bedeutungsvollsten Momente im Entwicklungswege der Wirbeltiere zu betrachten. Gerade mit Rücksicht darauf, daß uns in der Gruppe der Ganoiden und Dipnoi das Zurücktreten der Kiemenatmung und der Beginn der Lungenatmung nahezu wie in einer Entwicklungsreihe demonstriert wird, gewinnen diese Gruppen für uns mit Rücksicht auf das Gefäßsystem, das ja bei dem erwähnten Wandlungsprozeß in erster Linie betroffen wird, und ganz speziell mit Rücksicht auf das Schicksal, welches hierbei die homologen Komponenten des Gefäßsystems des Ammocoetes erleiden, unser großes Interesse.

Wir finden von den dem Ammocoetes homologen Gefäßen bei den Dipnoern folgende: den Truncus arteriosus, die Aortenbögen und die Aorta selbst. Der Truncus hat eine Verkürzung erlitten und er gewinnt dadurch eine Ähnlichkeit mit jenem der Amphibien. Die ventrale und dorsale Carotis ist auch hier als eine entsprechende Verlängerung des Truncus und der Aortenwurzeln zu erkennen und auf eine einst bestandene prämandibulare Kiemenregion zurückzuführen. Die Arteria pulmonalis steht mit den Aortenwurzeln in Verbindung und dokumentiert dadurch ihre ehemaligen Beziehungen zur Aorta. Die Vena pulmonalis mündet direkt in den Sinus venosus. Diese beiden Gefäße wären wohl mit Darmarterien und -Venen des Ammocoetes

zu vergleichen. Sehr interessant sind die Verhältnisse des splanchnischen Venensystems bei den Lungenfischen insofern, als sie den Übergang ursprünglicher Zustände in neue zeigen, wie sie sich dann im Kreise der Quadrupeden noch weiter entwickeln und zur Bildung der Vena cava inferior führen, wie dies HOCHSTETTER (34) gezeigt hat. Ebenso bestehen noch der vordere und hintere Kardinalvenenzug. Ersterer wird Vena jugularis interna genannt. In die Vena cardinalis posterior ist, wie bei allen Fischen, der Pfortaderkreislauf der Niere eingeschaltet. Die Venae advehentes dieser gehen aus den beiden Schenkeln der Vena caudalis hervor. Die Asymmetrie in der Stärke der beiden hinteren Kardinalvenen, die auch darin zum Ausdruck kommt, daß die rechte stärkere Vene die Beziehung zum Ductus Cuvieri verloren hat, ist eine Konvergenzerscheinung mit Verhältnissen, wie wir sie bei Ammocoetes angetroffen haben. Die Vena jugularis externa, die wir bei Ammocoetes als Vena jugularis ventralis benannt haben, ist wohl als eine dieser letztgenannten Vene homologe zu erachten.

In ganz ähnlicher Weise verhält sich im Prinzip das Gefäßsystem der Amphibien, nur daß die angebahnten Veränderungen weiter fortgeschritten sind. So sehen wir von den Aortenbögen nur mehr vier angelegt und ein Paar dieser überwiegt die anderen an Stärke. Der Lungenkreislauf zeigt auch eine schärfere Sonderung. Die hinteren Kardinalvenen treten an Bedeutung zurück und werden durch die untere Hohlvene mehr und mehr ersetzt. Die vorderen Kardinalvenen bestehen als Vena jugularis interna weiter und das kraniale Ende derselben ist die Vena lateralis capitis. Ebenso finden sich auch hier ventrale Jugularvenen. Als neu hinzugekommene Venen sind zu nennen die Vena abdominalis und die Vena lateralis.

Anlangend die Amnioten können wir den Komplex des Truncus arteriosus, welcher den gleichnamigen Teilen des Ammocoetes homolog ist, und der Aortenwurzeln gemeinsam behandeln. Im ganzen werden sechs Aortenbogen angelegt. Die ventrale Verlängerung der Truncusschenkel ist die Carotis externa s. ventralis, die dorsale Fortsetzung der Aortenwurzeln kranialwärts bildet dagegen die Carotis interna s. dorsalis. Aus dem sechsten Bogen entspringt die Arteria pulmonalis, so wie dies schon bei den Dipnoern bzw. Ganoiden der Fall war, nur mit dem Unterschiede, daß diese Arterie in letzterem Falle an dem dorsalen Teil des Aortenbogens ihren Ursprung nahm, während sie bei den Amnioten in ausgesprochen ventraler Lage nahe dem Truncusstamm entspringt. Aber

nicht alle sechs Bogen bleiben erhalten und das dauernde Verhältnis nimmt in den einzelnen Gruppen der Amnioten dadurch eine verschiedene Form an, daß sich die Reduktion auf ganze Bogenpaare, auf eine Hälfte und nur auf einen Teil einer solchen erstreckt und daß die restlichen Bestandteile des ursprünglichen Kiemengefäßapparates verschiedene spezielle Funktionen übernehmen.

Das Venensystem baut sich wieder aus denselben schon bei Ammocoetes vorgefundenen Stücken auf. Von diesen treten aber die Venae cardinales posteriores noch mehr an Bedeutung zurück und schwinden sogar teilweise, während die Vena cava inferior, dies für die Quadrupeden so charakteristische Gefäß, vikariierend eintritt und zu einem mächtigen Venenzuge wird. Der Zug der Vena cardinalis anterior wird ebenfalls in dem Kopfabschnitt frühzeitig der Reduktion unterworfen und die Ableitung des Gehirnblutes erfolgt auch bei den Amnioten durch die Vena capitis lateralis, ein Verhalten, das wir bereits bei dem Querder und allen anderen Vertebratengruppen gefunden haben. Die Vena jugularis externa s. ventralis ist paarig angelegt.

In der Betrachtung des Gefäßsystems der verschiedenen Wirbeltiergruppen haben wir das Herz außer Spiel gelassen, da diese Verhältnisse genügend aufgeklärt sind. Ebenso konnten wir die Extremitätengefäße unberücksichtigt lassen, da dem Ammocoetes paarige Extremitäten fehlen.

Wenn wir das Gefäßsystem des Vertebratensystems zusammenfassend überblicken, so überzeugen wir uns, daß das Prinzip, wie es die ältesten Vertreter dieses Stammes zeigen, durch die ganze Reihe erhalten bleibt und daß die Veränderungen, die sich in höher entwickelten Gruppen finden, fast lediglich auf eine Weiterdifferenzierung und Kombination dieser Elemente zurückzuführen sind. Das Aufgeben des Lebens im Wasser und die Annahme der Lungenatmung bei den Quadrupeden ist als jenes Moment zu betrachten, welches auf die Organisation und Gestaltung des Wirbeltierkörpers den tiefgreifendsten Einfluß genommen hat; es ist dies in der Phylogenie des Blutgefäßsystems der Vertebraten aber vielleicht das einzige Moment, welches in diesem Gebiet prinzipiell Neues geschaffen hat. Eigentlich kann man hier doch nur davon sprechen, daß ein vorhandener alter Bau für neue Verhältnisse adaptiert wurde. Die Konstanz der Verhältnisse und die Einheitlichkeit, welche die Entwicklung des Blutgefäßsystems der Wirbeltiere aufweist, zeigt, daß dieses in phylogenetischen Fragen nicht gering einzuschätzen sei.

Wenn es sich um die Frage von prämandibularen Kiementaschen bzw. Kiemenbogenbildungen gehandelt hat, so wurde bisher immer nur die Entwicklungsgeschichte herangezogen, wie dies Kupffer getan hat, welcher drei präorale Visceraltaschen beschrieb. Wie wir nun gezeigt haben, kann man beim Ammocoetes Gefäßverbindungen in der prämandibularen Region finden, welche noch die Charaktere der Kiemengefäßverbindung erkennen lassen und welcher Umstand dafür spricht, daß die Petromyzonten einstmals tatsächlich Kiemenbogenbildungen in dieser Region besaßen. Das kausale Moment für die Reduktion derselben erachten wir in der Bildung der Mundhöhle als eine Einstülpung des Ektoderms. Auf diese Weise ist eine Wangenbildung zur Begrenzung der Mundhöhle zustande gekommen. Wenn wir nun die Mundhöhle des Ammocoetes mit jener der Fische vergleichen, so sehen wir, daß sich dieselbe im ersteren Falle vor der Kieferbogenregion ausdehnt, während wir bei den Fischen das Cavum oris nach vorn durch Ober- und Unterkiefer begrenzt sehen, dieselbe Bildung liegt daher hinter letzteren. Bei diesen ist also die prämandibulare Kiemenregion ganz rückgebildet und höchstens die schmalen Lippen, welche mir bei den Dipnoern ansehnlicher zu sein scheinen, repräsentieren diese. Die Lippenknorpel der Selachier wurden von Gegenbaur bekanntlich als den Viszeralbögen homologe Bildungen angesprochen; vielleicht sind dies doch, trotz der gegenteiligen Meinung Severtzoffs, die letzten Rudimente einstmaliger vorderer Kiemenbildungen. Die letzten Reste der dem prämandibularen Gefäßsystem angehörenden Gefäße erhalten sich übrigens bis hinauf zu den Säugern in den Carotiden.

Die Frage, ob der Ammocoetes aufklärend für die Phylogenie der Gefäße des Vertebratenstammes wirkt, muß bejaht werden, denn kein Vertreter irgend einer anderen Gruppe dieses Stammes zeigt uns die diesbezüglichen Verhältnisse in so ursprünglicher, einfacher und relativ wenig modifizierter Form. Auch konnten wir die Gefäßverhältnisse aller höher stehender Wirbeltiere von diesem ableiten. Mit diesem Argument ist auch die Frage der systematischen Stellung der Petromyzonten — wir meinen hier speziell die Beziehungen zu den Selachiern im Sinne Dohrns — berührt. Dieser Autor vertritt bekanntlich die Ansicht, daß die Selachier nicht von den Cyclostomen, sondern umgekehrt letztere von ersteren abzuleiten wären. Der Charakter des Gefäßsystems des von uns untersuchten Tieres kann nach dem Gesagten aber sicherlich nicht als Anhaltspunkt für diese Meinung herangezogen werden.

Endlich ist noch eine Frage aufzuwerfen, ob sich das Gefäßsystem des Ammocoetes für die Deutung der Metamerie des Kopfes verwerten ließe. Nach van Wijhe und Koltzoff stehen Myomerie und Branchiomerie in Korrelation. Bei Ammocoetes gewinnt aber diese Annahme erst dann volle Gültigkeit, wenn man eine prämandibulare Kiemenregion noch in Resten bestehend annimmt und diese würde dann den drei ersten zu den Augenmuskeln umgewandelten Myomeren entsprechen.

Triest, Mai 1905.

Literatur.

1. Alcock R., The peripheral distribution of the cranial nerves of Ammocoetes. J. Anat. Phys., London, Vol. XXXIII, pag. 131—153, 2 Fig., T. 2.
2. Boas J. E. V., Über Herz und Arterienbogen bei Ceratodus und Protopterus. Morph. Jahrb., 1880, Bd. VI, pag. 321—354, T. 13—15, 3 Textfig.
3. — Über den Conus arteriosus und die Arterienbogen der Amphibien. Ebenda 1882, Bd. VII, pag. 488—572, T. 24—26 und 5 Textfig.
4. Born, Über den inneren Bau der Lamprete. Heusingers Zeitschr. für organ. Physik, 1827, Bd. I.
5. Burchardt Eugen, Beiträge zur Kenntnis des Amphioxus lanceolatus. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss., 1900, Bd. XXXIV.
6. Clemens P., Die äußeren Kiemen der Wirbeltiere. Anat. Hefte, 1894, Bd. V, I. Abt., pag. 51—156, 5 Fig., T. 9—12.
7. Demme R., Das arterielle Gefäßsystem von Acipenser ruthenus. Wien 1860. Separatum.
8. Dohrn A., Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. IV. Die Entwicklung und Differenzierung der Kiemenbogen der Selachier. V. Entstehung und Differenzierung der Viszeralbogen bei Petromyzon Planeri. Mitteil. a. d. zoolog. Station zu Neapel, 1884, Bd. V, T. 5—11.
9. — Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. VII. Entstehung und Differenzierung des Zungenbeins und Kieferapparates der Selachier. VIII. Die Thyreoidea bei Petromyzon, Amphioxus und Tunicaten. Mitteil. a. d. zoolog. Station zu Neapel, 1886, Bd. VI, T. 1—8.
10. — Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. XI. Spritzlochkieme der Selachier, Kiemendeckelkieme der Ganoiden, Pseudobranchie der Teleostier. Mitteil. a. d. zoolog. Station zu Neapel, 1886—1887, T. 2 u. 3.
11. — Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. XII. Thyreoidea und Hypobranchialrinne, Spritzlochsack und Pseudobranchialrinne bei Fischen, Ammocoetes und Tunicaten. Mitteil. a. d. zoolog. Station zu Neapel, 1887, Bd. VII, pag. 301—337, T. 4 u. 5.
12. — Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. XIII. Über Nerven und Gefäße bei Ammocoetes und Petromyzon Planeri. Mitteil. a. d. zoolog. Station zu Neapel, 1888, Bd. VIII, T. 10—15.

13. Dohrn A., Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. XV. Neue Grundlagen zur Beurteilung der Metamerie des Kopfes. Mitteil. a. d. zoolog. Station zu Neapel, 1889—1891, Bd. IX, pag. 330—434, T. 14 u. 15.
14. Dröscher W., Beiträge zur Kenntnis der histologischen Struktur der Kiemen der Plagiostomen. Diss., Leipzig 1881, 4 Taf.
15. Faussek V., Beiträge zur Histologie der Kiemen bei Fischen und Amphibien. Arch. f. mikrosk. Anat., 1902, Bd. LX, pag. 157, T. 9.
16. Fürbringer M., Zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Exkretionsorgane der Vertebraten. Morph. Jahrb., 1878, Bd. IV, pag. 1 bis 111, T. 1—3.
17. — Zur systematischen Stellung der Myxinoiden und zur Frage des alten und neuen Mundes. Morphol. Jahrb., 1900, Bd. XXVIII, pag. 478.
18. Gegenbaur C., Grundzüge der vergleichenden Anatomie. Leipzig 1870—1878. — Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen. Leipzig 1898 u. 1901, 2 Bde.
19. Gemmill J. F., The Pseudobranch and Intestinal Canal of Teleosteans. Rep. 68. Meet. Brit. Ass. Adv. Sc., pag. 588—589.
20. Giacomini E., Sulla struttura delle branchie dei Petromizonti. Ann. Fac. Med. e Mem. Accad. med. chir. Perugia, 1900, Vol. XII, Fasc. 3 4, pag. 221 bis 233.
21. Goette A., Zur Entwicklungsgeschichte der Teleostierkieme. Zoolog. Anz., 1878, I, pag. 52.
22. — Über die Entwicklung von Petromyzon fluviatilis. Zoolog. Anz., 1888, Nr. 275.
23. — Entwicklungsgeschichte des Flußneunauges (Petromyzon fluviatilis). Hamburg und Leipzig 1890.
24. — Über den Ursprung der Wirbeltiere. Verh. d. zoolog. Gesellsch. auf der V. Jahresversammlung zu Straßburg, 1895, pag. 12—30, 8 Fig.
25. — Über die Kiemen der Fische. Zeitschr. für wiss. Zool., 1901, Bd. LXIX, pag. 533—577, 4 Taf., 1 Fig.
26. Greil Alfred, Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Herzens und des Truncus arteriosus der Wirbeltiere. 1. Reptilien. Morph. Jahrb., 1903, Bd. XXXI, pag. 123—310, T. 6—11 und 35 Fig.
27. Grosser O. und Brezina E., Über die Entwicklung der Venen des Kopfes und Halses bei Reptilien. Morph. Jahrb., 1895, Bd. XXIII, pag. 289—325, T. 20 u. 21.
28. Guillot N., Système veineux des Raies. C. R. Acad. des Sc., Paris 1845, T. XXI.
29. Hatschek B., Die Metamerie des Amphioxus und des Ammocoetes. Verhandl. d. anatom. Gesellsch., VI. Versamml., Wien 1892, pag. 136—162.
30. Hatta S., Preliminary Note on the Development of the Pronephros in Petromyzon. Annot. Zool. Japan, 1897, Vol. 1, pag. 137—140.
31. — Contributions to the morphology of Cyclostomata. I. On the formation of the heart in Petromyzon. Jour. Coll. Sc. Imp. Univ. Japan, 1897, Vol. X, pag. 225—237, T. 18.
32. — Contributions to the morphology of Cyclostomata. II. On the development of pronephros and segmental duct in Petromyzon. Jour. Coll. Sc. Imp. Univ. Japan, 1900, Vol. XIII, pag. 311—425, Pl. XVII—XXI.
33. Hertwig O., Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere. 3. Aufl.

34. Hochstetter F., Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Venensystems der Amphibien und Fische. Morph. Jahrb., Bd. XIII.

35. — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Venensystems der Amnioten. 1. Hühnchen. Morph. Jahrb., Bd. XIII.

36. — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Venensystems der Amnioten. 2. Reptilien (Tropidonotus, Lacerta). Morph. Jahrb., Bd. XIX.

37. — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Venensystems der Amnioten. 3. Säuger. Morph. Jahrb., Bd. XX.

38. — Entwicklungsgeschichte des Gefäßsystems. Ergebn. Anatomie und Entwicklungsgeschichte, 1891, Bd. I.: 1893, Bd. III.

39. — Über die Arterien des Darmkanales der Saurier. Morph. Jahrb., Bd. XXVI.

40. — Entwicklung des Blutgefäßsystems. Abdruck aus dem Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere. Herausgegeben von O. Hertwig. Jena 1902.

41. Hofmann C. K., Zur Entwicklungsgeschichte des Herzens und der Blutgefäße bei den Selachiern. Morph. Jahrb., Bd. XIX.

42. — Zur Entwicklungsgeschichte des Venensystems bei den Selachiern. Morph. Jahrb., Bd. XX.

43. Hofmann Max, Zur vergleichenden Anatomie der Gehirn- und Rückenmarksarterien der Vertebraten. Separatabdruck aus der Zeitschr. für Morph. u. Anthropologie, 1890, Bd. II, H. 2, pag. 247—322, T. 7—10, 7 Textfiguren.

44. Houssay F., Sur la circulation embryonnaire dans la tête de Axolotl. C. R. Acad. des Sc., Paris 1892, T. CXV, pag. 132.

45. — Développement et morphologie du parablaste et de l'appareil circulatoire. Arch. de zool. expér. et générale, 1893, 3 série, T. I, Fasc. 1.

46. Hoyer H., Zur Morphologie des Fischherzens. Bull. Acad. Cracovie, pag. 263 bis 279, 8 Fig.

47. Huxley T. H., Handbuch der Anatomie der Wirbeltiere. Breslau 1873.

48. Hyrtl Josef, Das arterielle Gefäßsystem der Rochen. Denkschr. d. k. Akademie d. Wissensch. Wien 1858, Bd. XV.

49. — Die Kopfarterien der Haifische. Denkschrift d. k. Akademie d. Wissensch., 1872, Bd. XXXII.

50. Julin Charles, Des origines de l'aorte et des carotides chez les Poissons Cyclostomes. Anat. Anz., II. Jahrg., pag. 228—238, 4 Fig.

51. — Les deux premières fentes branchiales des Poissons Cyclostomes sont-elles homologues respectivement à l'évent et à la fente hyobranchiale des Sélaciens? Bull. Acad. Belg., T. XIII, pag. 275—293, 1 Taf.

52. — Recherches sur l'anatomie de l'Ammocoetes. Bull. Sc. Dép. Nord 10. Ann. 1887, pag. 265—295, T. 4.

53. — Recherches sur l'appareil vasculaire et le système nerveux périphérique de l'Ammocoetes (Petromyzon Planeri). Homologie entre la première fente branchiale définitive de cet animal et l'évent des Sélaciens. Valeur morphologique du corps thyroide. Archives de Biologie, 1887, T. VII, pag. 759—902, Pl. XXI—XXIII.

54. Koltzoff N. K., Entwicklungsgeschichte des Kopfes von Petromyzon Planeri. Ein Beitrag zur Lehre über Metamerie des Wirbeltierkopfes. Moskau 1902. Separatabdruck.

55. v. Kupffer C., Über die Entwicklung des Kiemenskelettes von Ammocoetes und die organogene Bestimmung des Exoderms. Verh. anatom. Gesellsch., 9. Versamml., pag. 105—122, 7 Fig.

56. Lafite-Dupont, Note sur le système veineux des Sélaciens. Trav. stat. zoolog. Arcachon, 1898, pag. 86—93.

57. Lang Arnold, Fünfundneunzig Thesen über den phylogenetischen Ursprung und die morphologische Bedeutung der Zentralteile des Blutgefäßsystems der Tiere. Separatabdruck aus: Vierteljahrsschr. d. Naturforschergesellschaft in Zürich, 1902, Jahrg. XLVII, pag. 393—421.

58. — Beiträge zu einer Trophocoeltheorie. Jenaische Zeitschr., 1903, Bd. XXXVIII, pag. 1—376, T. 1—6, 3 Textfig.

59. Langerhans Paul, Zur Anatomie des Amphioxus lanceolatus. Arch. f. mikr. Anat., 1876, Bd. XII.

60. Legros Rob., Anatomie de l'appareil vasculaire de l'Amphioxus lanceolatus. C. R. 28. Sess. Franç. Av. Sc., pag. 272—273.

61. — Contribution à l'étude de l'appareil vasculaire de l'Amphioxus. Circulation des parois du corps. Mitteil. a. d. zool. Station zu Neapel, 1902, Bd. XV, pag. 487—554, T. 20—23.

62. Lockwood C. B., Abstract of lectures on the development of the organs of circulation and respiration, including the pericardium, diaphragm and great veins. British medical Journal, 1888.

63. — The early development of the pericardium, diaphragm and great veins. Phil. Trans. R. Ac. London, 1889, Vol. CLXXIX, pag. 365—384, T. 53—61.

64. Macdonald W., On the development of the vascular system of the foetus in the Vertebrate, with the view to determine the true course of the circulation through the veins and arteries of the human foetus in utero. Report 35. Meet. British Assoc. Adv. Sc., 1866.

65. Magendie et Desmoulins, Sur l'anatomie de la Lamproie. Journ. de Physiol. de Magendie, Paris 1822, T. II.

66. Marshall A. M. and Bles E. J., The development of the blood vessels in the frog. Studies biolog. Labor. Owens College. Manchester 1890, Vol. II, pag. 185—268, T. 13—15.

67. Maurer F., Die Kiemen und ihre Gefäße bei Anuren und urodelen Amphibien und die Umbildungen der beiden ersten Arterienbogen bei Teleostiern. Morph. Jahrb., 1888, Bd. XIV, T. 9.

68. — Beitrag zur Kenntnis der Pseudobranchie der Knochenfische. Morph. Jahrb., 1884, Bd. IX.

69. Mayer Friedrich, Das Zentralnervensystem von Ammocoetes. Anat. Anz., 1897, Bd. XIII, pag. 649—657, T. 1.

70. Mayer P., Über die Entwicklung des Herzens und der großen Gefäßstämme bei den Selachiern. Mitteil. a. d. zool. Station zu Neapel, 1886—1887, Bd. VII.

71. Moroff Th., Über die Entwicklung der Kiemen bei Knochenfischen. Arch. f. mikr. Anatomie, 1902, Bd. LX, pag. 428.

72. Müller Aug., Über die Entwicklung der Neunaugen. Ein vorläufiger Bericht. Arch. f. Anatomie v. Joh. Müller, 1856, pag. 323—339.

73. Müller Joh., Vergleichende Anatomie der Myxinoiden. IV. Über das Gefäßsystem. V. Untersuchungen über die Eingeweide der Fische. Abh. d. kgl. Akad. d. Wissensch., Berlin 1841, 1845.

74. Müller Joh., Über des Bau und die Lebenserscheinungen des Branchiostoma lubricum. Abh. Akad. d. Wissensch. a. d. Jahre 1842, Berlin 1844.
75. Müller Wilhelm, Über die Hypobranchialrinne der Tunikaten und deren Vorhandensein bei Amphioxus und den Cyclostomen. Jen. Zeitschr. f. Med. u. Naturw., 1873. Bd. VII, pag. 327—332.
76. — Über das Urogenitalsystem des Amphioxus und der Cyclostomen. Jen. Zeitschr. f. Med. u. Naturw., 1875, Bd. IX, pag. 94—129, T. 4—5.
77. Neidert Ludwig und Leiber Adolf, Über Bau und Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane des Amphioxus lanceolatus. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog., 1903, Bd. XVIII.
78. Nestler K., Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte von Petromyzon Planeri. Zool. Anz., 1890, 13. Jahrg, pag. 11—12.
79. — Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte von Petromyzon Planeri. Arch. f. Naturg., 1890, 56. Jahrg., pag. 81—112, T. 6—8.
80. Neuville Henri, Contribution à l'étude de la vascularisation intestinale chez les Cyclostomes et Sélaciens. Avec. 1 pl. et 14 figs dans le texte. Ann. Sc. Natur. zool., 1901, T. XIII, pag. 1—116.
81. Owsjannikow Ph., Zur Entwicklungsgeschichte des Flußneunauges. Vorläuf. Mitteil. Bull. Acad. Pétersbourg, T. XXXIII, pag. 83—95.
82. Rabl C, Über die Entwicklung des Venensystems der Selachier. Festschr. zum 70. Geburtstage R. Leuckarts, 1892.
83. — Theorie des Mesoderms.
84. Raffaele P., Ricerche sullo sviluppo del systema vascolare nei Selacei. Mitteil. d. zool. Station zu Neapel, 1892, Vol. X, pag. 441—479, T. 29—31.
85. Rathke H., Bemerkungen über den inneren Bau der Pricke. Danzig 1826.
86. — Bemerkungen über den inneren Bau des Querders und des kleinen Neunauges. Neueste Schriften der naturforschenden Gesellschaft in Danzig. Halle 1827, IV. Abt., Bd. II, 2. H.
87. — Anatomisch-philosophische Untersuchungen über den Kiemenapparat und das Zungenbein der Wirbeltiere. Riga und Dorpat 1832.
88. — Über den Bau und die Entwicklung des Nervensystems der Wirbeltiere. 3. Bericht über das naturw. Seminar zu Königsberg, 1838.
89. — Über die Carotiden der Schlangen. Denkschriften der Wiener Akademie der Wissenschaften, math.-naturw. Klasse, 1856.
90. — Untersuchungen über die Arterien der Verdauungswerkzeuge der Saurier. Ebenda 1861.
91. Retzius A., Beitrag zur Anatomie des Ader- und Nervensystems der Myxine glutinosa. Arch. f. Anatomie u. Phys., 1826.
92. Rex Hugo, Beiträge zur Morphologie der Hirnvenen der Elasmobranchier. Morph. Jahrb., 1891, XVII. Bd., T. 25—27.
93. — Beiträge zur Morphologie der Hirnvenen. Ebenda, 1902, Bd. XIX, T. 11.
94. Ridewood W. G., On the relations of the efferent branchial blood vessels to the „Circulus Cephalicus" in teleostean fishes. Proc. z. Soc. London, 1899, p. 939—956, T. 63—65.
95. Riess J. A., Der Bau der Kiemenblätter bei den Knochenfischen. Diss. Bonn 1891, 1 T.
96. Robin Ch., Système veineux des poissons cartilagineux. C. R. Acad. des Sc., 1845, Vol. XXI.
97. — Note sur quelques particularités du système veineux du Petromyzon marinus. Bull. Soc. Philom., Paris 1846.

98. Röse Karl, Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Herzens der Wirbeltiere. Morph. Jahrb., 1890, Bd. XVI, pag. 27—96, T. 4 u. 5.
99. Sabatier M. Ad., Observations sur la transformation du système aortique dans la série des vertébrés. Ann. de Sc. natur., 1874, pag. 5, T. 19.
100. Salzer Hans, Über die Entwicklung der Kopfvenen des Meerschweinchens. Morph. Jahrb., Bd. XXIII, pag. 232—255, T. 18.
101. Schneider A., Über die Entwicklungsgeschichte von Petromyzon. Sitz.-Ber. d. oberhess. Gesellsch. f. Natur- u. Heilk., 1873.
102. — Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere. Berlin 1879.
103. Schultze Max, Die Entwicklungsgeschichte von Petromyzon Planeri. Haarlem 1856.
104. Scott W. B., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Petromyzonten. Morph. Jahrb., 1882, Bd. VII, pag. 101—172, T. 7—11.
105. Severtzoff A. N., Studien zur Entwicklungsgeschichte des Wirbeltierkopfes. I. Die Metamerie des Kopfes des elektrischen Rochens. Bull. d. l. Soc. Imp. d. Natur. de Moscou. Année 1898, pag. 197—263, 393—445, Taf. 1—4.
106. — Die Entwicklung des Selachierschädels. Festschr. zum 70. Geburtstag von K. v. Kupffer, pag. 281—320, Fig. 1—4, Taf. 29—31.
107. Shipley Artur E., On some points in the development of Petromyzon fluviatilis. Quart. Journ of Microsc. Sc., 1887, Vol. XXVII, pag. 325—370. T. 26—29.
108. v. Siebold und Stannius, Handbuch der Zootomie. I. B.: Die Fische. Berlin 1854.
109. — Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. II. Teil: Wirbeltiere. Berlin 1846.
110. Sterzi G., Sopra lo sviluppo delle arteria della midolla spinale. Verh. anatom. Gesellsch., 14. Vers., 1900, pag. 99—101.
111. Tandler Julius, Zur Entwicklungsgeschichte der Kopfarterien bei den Mammalia. Morph. Jahrb., 1902, Bd. XXX, pag. 275—373, T. 3—5, 34 Textfiguren.
112. Wiedersheim R., Grundriß der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Jena 1893, III. Aufl.
113. Zarnik Boris, Über segmentale Venen bei Amphioxus und ihr Verhältnis zum Ductus Cuvieri. Anatom. Anz., 1904, Bd. XXIV, pag. 609—630, T. 2, 7 Textfig.

Tafelerklärung.

Verzeichnis der Abkürzungen.

A. b. d. = Arteria buccalis dorsalis.
A. br. = Arteria branchialis.
A. b. v. = Arteria buccalis ventralis.
A. c. a. = Arteria cerebri anterior.
A. cereb. = Arteria cerebelli.
A. c. m. = Arteria cerebri media.
A. hy. = Arteria hyoidea.
A. ling. = Arteria lingualis.
A. l. o. = Arteria lobi olfactori.
A. m. = Arteria mandibularis.
A. mes. = Arteria mesenterica.
Ao. = Aorta.
A. oph. = Arteria ophthalmica.
A. par. = Arteria parietalis.
A. pl. e. = Arteria plicae encephali.
A. spir. = Arteria spiraculi.
A. thyr. = Arteria thyreoidea.
Atr. = Atrium.
Au. = Auge.
B. cor. = Bulbus arteriosus.
C. c. = Carotis cerebralis.
C. d. = Carotis dorsalis.
C. v. = Carotis ventralis.
Ch. = Chorda.
D. = Darm.
D. chol. = Ductus choledochus.
D. C. = Ductus Cuvieri.
Gal. bl. = Gallenblase.
Ggl. ep. br. = Ganglion epibranchiale.
Ggl. f. = Ganglion facialis.
Ggl. gloss. = Ganglion glossopharyngei.
Ggl. l. vag. = Ganglion lateralis vagi.
Ggl. oph. = Ganglion ophthalmicum.
Ggl. sp. = Ganglion spinale.
Ggl. trig. = Ganglion trigemini.
Ggl. vag. 1—6 = Ganglion epibranchiale vagi 1—6.
Gl. = Glomerulus.
Gl. pin. = Glandula pinealis.
H. H. = Hinterhirn.
K. b. = Kiemenbogen.
K. kn. = Kiemenbogenknorpel.
L. = Leber.
M. = Mund.
M. ad. = Musculus adductor.
M. cons. = Musculus constrictor.
Mh. = Mundhöhle.
M. h. = Mittelhirn.
Na = Nase.
Neph. = Nephrostom.
N. gl. = Nervus glossopharyngeus.
N. h. = Nachhirn.
N. r. l. vag. = Nervus recurrens lateralis vagi.
N. vag. = Nervus vagi.
O. = Ohrblase.
Oe. = Oesophagus.
Ol. = Oberlippe.
Pl. = Parietallakune.
Pr. neph. = Pronephros.
Ps. = Pseudobranchialrinne.
R. = Rückenmark.
R. a. = Ramus anterior.
R. lab. com. = Ramus labialis communicans.
R. m. = Ramus muscularis der Carotis ventralis.
R. p. = Ramus posterior der Carotis cerebralis.
Som. G. = Somatische Quergefäße.
Sp. F. = Spiralfalte des Darms.
Spir. = Kiemenspalte.
Spl. G. = Splanchnische Quergefäße.
Stom. = Magen.
S. v. = Sinus venosus.
Thyr. = Thyreoidea.
Trab. = Trabekel.

Tr. a. = Truncus arteriosus.
Ul. = Unterlippe.
V. = Ventrikel.
V. br. = Vena branchialis.
V. c. a. = Vena cardinalis anterior.
V. ce. a. = Vena cerebri anterior.
V. cd. = Vena caudalis.
V. ce. m. = Vena cerebri media.
V. c. p. = Vena cardinalis posterior.
V. ce. p. = Vena cerebri posterior.
V. ep. l. = Vena capitis lateralis.
Vel. = Velum.
Ven. = Ventrikel.
V. fac. = Vena facialis.
V. H. = Vorderhirn.
V. h. = Vena hepatica.
V. jug. d. = Vena jugularis dorsalis.
V. jug. v. = Vena jugularis ventralis.
V. lab. = Vena labialis.
V. ling. = Vena lingualis.
V. m. = Vena mandibularis.
V. p. = Vena portae.
V. s. = Vena subintestinalis.
V. spir = Vena spiraculi.
V. sup. l. d. = Vena superficialis longitudinalis dorsalis.
V. sup. l. m. = Vena superficialis longitudinalis medialis.
V. sup. l. v. = Vena superficialis longitudinalis ventralis.
V. sup. tr. = Vena superficialis transversalis.
V. thyr. = Vena thyreoidea.
V. vel. d. = Vena veli dorsalis.
V. vel. v. = Vena veli ventralis.
W. G. = WOLFFscher Gang.
Z. H. = Zwischenhirn.

Taf. I.

Fig. 1 stellt das Vorderende eines 7 *mm* langen und zirka 3 Wochen alten Ammocoetes in der linken Seitenansicht dar. Die Organisation dieses Stadiums und speziell die Beschaffenheit repräsentiert uns einen stationären Zustand, der von jenem des erwachsenen Querders im Prinzipe nicht abweichend ist und sich nur mit Rücksicht auf wenige Punkte unterscheidet. Die Zeichnung ist fast durchaus nach Beobachtungen des lebenden Objektes ausgeführt. Um die Beziehungen des Blutgefäßsystems zu den übrigen Organen und den Verlauf der Gefäße demonstrieren zu können, wurde das ganze Tier mehr durchscheinend dargestellt als es der Wirklichkeit entspricht, auch wurde das Pigment, das sich hauptsächlich entlang der Adern ansammelt respektive bildet, in der Darstellung hinweggelassen. Das Gebiet des Truncus arteriosus ist mit Karmin, jenes der Aorta mit Zinnober und die Venen sind blau koloriert. Durch Pfeile ist die Blutstromrichtung markiert.

Taf. II.

Fig. 2 zeigt die Dorsalansicht des Vorderendes eines gleichalterigen Stadiums des Querders wie in Fig. 1 und mit den gleichen Prinzipien der Darstellung.

Fig. 3 ist die Ventralansicht des Vorderendes des gleichen Stadiums eines Querders wie in Fig. 1. Da der Ammocoetes immer auf der Seite zu liegen pflegt, mußten die lebenden Tiere zur Herstellung der Fig. 2—3 mittelst eines feinen Drahtes in der symmetrischen Stellung fixiert werden. Kleine Ungenauigkeiten in den Dimensionen mögen durch die Schwierigkeit, unter welchen die Beobachtungen an der Ober- und Unteransicht ausgeführt wurden, entschuldigt werden.

Fig. 4 ist die Ansicht der Leberregion der rechten Seite des gleichen Stadiums wie in Fig. 1—3.

Taf. III.

Fig. 5—13 sind Querschnitte durch ein Stadium, welches etwas jünger ist als das in Fig. 1—4 benutzte. Die Aorta und deren Äste sind in Zinnober, die Gefäße des Truncus in Karmin und die Venen blau, der Muskel in Ocker koloriert.

Fig. 5 stellt einen Schnitt dar, der in der Region durch das Vorderhirn und durch die Unterlippe knapp vor der Zunge geführt ist. Die Gehirnarterien waren im Präparat nicht mit Blut gefüllt.

Fig. 6. Die Schnittrichtung war in diesem Falle keine vollkommen senkrechte auf die Längsache des Körpers, so daß links die Ohrblase angeschnitten ist, während rechts nur die Vorderwand getroffen wurde. Infolgedessen ist links im Schnitte nur die Vena mandibularis (*V. m.*) getroffen, während rechts der Endabschnitt der Vena cardinalis anterior auf seinem Übergang zur Vena facialis zu sehen ist.

Fig. 7. Dieser Schnitt ist in demselben Sinne geführt wie der in der vorhergehenden Figur dargestellte.

Fig. 8. Links ist die erste Kiemenspalte getroffen, rechts die Partie unmittelbar vor derselben. In dieser Körperseite zeigt der Seitenrumpfmuskel des II. Myomers einen bis nahezu an die Aorta heranreichenden Abschnitt, von welchen jener zwischen Ohrblase und Chorda gelegener Muskelfortsatz des genannten Myomers entspringt. Links im Schnitt findet sich der hintere Schenkel der Vena capitis lateralis, mit welchem diese Vene den eben erwähnten Muskelfortsatz umgreift.

Fig. 9. Dieser Schnitt ist zwischen der 4. und 5. Kiemenspalte geführt. In dem vorliegenden Entwicklungsstadium ist noch die Vena jugularis ventralis erhalten.

Fig. 10. Schnitt durch die Region der Kopfniere.

Fig. 11. Schnitt durch die Leberregion.

Fig. 12. Schnitt durch die Region des Mitteldarmes.

Fig. 13. Schnitt durch die Schwanzregion.

Fig. 14. Frontalschnitt durch den Kopf eines 30 Tage alten Querders, in der Höhe der Spiracula geführt. Es erscheint nur die Hälfte abgebildet. Die Gefäße in der Region des Mundringes und im Velum sind abnorm stark mit Blut gefüllt.

Beiträge zur Kenntnis der Perikardialdrüse der Lamellibranchiaten.

Von

Henriette Boltzmann.

(Mit einer Tafel.)

Im I. Zoologischen Institute in Wien untersuchte ich während des Sommersemesters 1904 und des Wintersemesters 1904/05 auf Anregung von Herrn Prof. GROBBEN die Perikardialdrüse einiger Lamellibranchiaten. Es erschien als wünschenswert, die Untersuchung auf Familien auszudehnen, die von GROBBEN in seiner Publikation „Die Perikardialdrüse der Lamellibranchiaten" [1]) nicht berücksichtigt worden sind. Während die von GROBBEN untersuchten Formen mit Ausnahme einiger Süßwassermuscheln sämtlich aus dem Mittelmeer stammen, habe ich außer einer Süßwasserform einige Lamellibranchiaten aus der Ostsee auf dieses Organ untersucht:

Cyprina islandica aus der Familie der *Cypriniden*,
Mya arenaria . . „ „ „ „ *Myiden*,
Astarte borealis . „ „ „ „ *Astartiden*.

Zum Vergleiche wurden die Spezies *Astarte fusca* und *Astarte sulcata* aus dem Mittelmeer herangezogen. Ferner untersuchte ich *Sphaerium corneum* aus der Familie der *Cyrenidae* aus der Wiener Umgebung.

Cyprina islandica, *Mya arenaria* und *Astarte borealis* wurden mir aus Kiel von dem dortigen zoologischen Institute, *Astarte fusca* von der zoologischen Station in Neapel zugeschickt, und zwar im konservierten Zustande. Von *Astarte sulcata* stand mir nur älteres Material zur Verfügung. Die Objekte waren in Alkohol gehärtet. Zur anatomischen Untersuchung wurden die Tiere mit dem Skalpell aus der Schale herauspräpariert oder wie *Astarte* und *Sphaerium* in

[1]) KARL GROBBEN: Die Perikardialdrüse der Lamellibranchiaten etc. in Arbeiten aus dem Zoologischen Institute der Universität Wien, VII. Bd., 1888.

Perényischer Flüssigkeit entkalkt, während zur histologischen Untersuchung dieselben in aufsteigendem Alkohol gehärtet und nach Einbettung in Paraffin nach der üblichen Methode mit dem Mikrotom geschnitten wurden. Die Schnitte, meist von einer Dicke von 8 μ, wurden mit Hämatoxylin nach Delafield gefärbt und mit Orange nachgefärbt.

Als Ausgangspunkt meiner Untersuchungen diente mir die oben zitierte Arbeit Grobbens „Die Perikardialdrüse der Lamellibranchiaten", in welcher dieses Organ an einer ganzen Reihe von Formen eingehend behandelt und die Morphologie und Funktion desselben klargelegt wurde. Was die seit jener Zeit erschienenen Arbeiten betrifft, so wurde über den Bau des Organs nichts wesentlich Neues veröffentlicht, nur über das Vorkommen der Perikardialdrüse finden sich einige zum Teil ergänzende Angaben.

Pelseneer[1]) erwähnt, daß bei höheren Formen die Perikardialdrüse sehr allgemein verbreitet ist, und nennt noch besonders als Lamellibranchiaten, denen die Perikardialdrüse zukömmt: *Chama, Saxicava, Montacuta.* Bei *Montacuta* führt er auch an, daß die breiten Drüsenschläuche des Mantels in das Perikard münden. Bei den altertümlichen rezenten Formen jedoch, bei denen die Wände der Vorhöfe dick und von derselben Beschaffenheit wie bei der Herzkammer sind *(Nucula, Solenomya, Anomia)*, gibt es nach seiner Angabe keine Spur von Perikardialdrüsen. Die exkretorische Funktion der Perikardialdrüse wurde mittelst Injektion von karminsaurem Ammon und Indigokarmin durch A. Kowalevsky[2]) an einer Anzahl von Formen konstatiert.

Cuénot[3]) bestätigt das Vorhandensein von Perikardialdrüsen an einer Reihe von Formen, von welchen die meisten schon von Grobben auf dieses Organ untersucht worden sind. Im übrigen werde ich die Arbeiten, welche sich auf den Gegenstand meiner Untersuchungen beziehen, im Laufe der Arbeit bei den einzelnen Familien erwähnen.

Bevor ich zu der Darstellung meiner eigenen Untersuchungen übergehe, möchte ich eine kurze Orientierung über dieses Organ geben. Nach dem Vorgange Grobbens müssen wir eine Perikardialdrüse des Vorhofes und des Mantels unterscheiden. Die Perikar-

---

[1]) P. Pelseneer: Contribution à l'étude des Lamellibranches. Archives de Biologie, 1891, Tome XI, pag. 251.

[2]) A. Kowalevsky: Beitrag zur Kenntnis der Exkretionsorgane. Biolog. Zentralbl., 1890, Bd. IX.

[3]) L. Cuénot: L'excrétion chez les Mollusques. Archives de Biologie, XVI, 1900.

dialdrüse erscheint als eine besonders differenzierte Partie des perikardialen Cölomepithels, einerseits über den Vorhöfen (Vorhofperikardialdrüse), andrerseits in Form von mehr oder minder verzweigten Drüsenschläuchen, die sich zwischen die beiden Mantellamellen hinein erstrecken (Mantelperikardialdrüse). Die Differenzierung besteht darin, daß die Zellen eine drüsige Beschaffenheit annehmen und im Zusammenhang mit der exkretorischen Funktion dieses Organs Konkrementkörperchen aufspeichern oder Vakuolen aufweisen können. Die Drüsenschläuche der Mantelperikardialdrüse sind Ausstülpungen in den vordersten Winkeln des Perikards und kommunizieren mit dem Perikard mittelst Öffnungen. Es kann die Perikardialdrüse an demselben Tiere in beiden Formen ausgebildet sein oder es kann entweder nur die Perikardialdrüse des Vorhofes oder des Mantels vorhanden sein. Selten fehlt sie gänzlich.

Die Funktion der Perikardialdrüse ist eine exkretorische und steht jener der Niere sehr nahe. Das drüsige Epithel wird reich von dem Blute umspült. Die Perikardialdrüse des Vorhofes gehört den Vorkammern des Herzens an, während im Mantel die Drüsenschläuche von Blutlakunen umgeben sind. Die Perikardialdrüse nimmt aus dem Blute gewisse Stoffe in das Innere ihrer Zellen auf, welche in denselben in Form von Exkretkörperchen aufgespeichert werden können. Die wasserabscheidende Tätigkeit, welche mit diesem Vorgange verbunden ist, steht auch mit dem Auftreten von Vakuolen in den Drüsenzellen bei manchen Lamellibranchiaten in Zusammenhang. Sind die Zellen mit Exkretionsmasse angefüllt, so werden sie funktionsunfähig, lösen sich ab und werden fortgespült. Die in den Drüsenschläuchen abgestoßenen Zellen gelangen mit dem Flüssigkeitsstrome durch die Ausfuhröffnungen in den Perikardialraum. Dieser Flüssigkeitsstrom wird durch verschiedene Momente erregt. Unter dem Miteinfluß des Blutdruckes und vor allem durch die exkretorische Tätigkeit der Drüsenzellen wird Wasser abgeschieden, das gegen das Perikard abfließt. Die Flüssigkeit, die sich im Perikard befindet, wird durch den Wimpertrichter weiter in die Niere befördert, so daß der Flüssigkeitsstrom, der aus den Drüsenschläuchen kommt, keine Stauung erfährt. Die Kontraktionen der Muskelfasern, welche an der Wand der Drüsenschläuche sich befinden, bewirken ausgiebigere Entleerungen der Drüsenschläuche. Aus dem Perikardialraum gelangen die abgestoßenen Zellen mit der Perikardialflüssigkeit in die Niere und von da nach außen. Eine andere Erklärung der Funktion der Perikardialdrüse des Mantels gibt Cuénot. Er gibt nicht zu, daß die in den Drüsenschläuchen abgestoßenen

Zellen durch einen Flüssigkeitsstrom in das Perikard gelangen, da er das Vorhandensein von Ausfuhröffnungen leugnet; er sagt nämlich in der zitierten Arbeit: „Il est vrai qu'elles (les glandes péricardiques palléales) sont formées, morphologiquement parlant, de coecums ramifiés s'ouvrant dans le péricarde, mais ces coecums sont *réellement* clos, leurs orifices péricardiques étant oblitérés ou sans usage, de telle sorte que les produits rejetés par les cellules tapissant les coecums ne peuvent pas gagner le péricarde; cela est de toute impossibilité.“ [1]) Auch CUÉNOT nimmt an, daß die exkretorischen Zellen ihre Produkte in das Innere der Drüsenschläuche abstoßen. Dort werden die Exkrete aber nicht sämtlich zurückgehalten wie bei sogenannten Speichernieren, wie man vermuten müßte, wenn keine Ausfuhröffnungen bestehen; die Konkrementkörperchen werden vielmehr nach CUÉNOT zum Teil durch die Amöbozyten entfernt, welche von den anliegenden Blutlakunen in die Drüsenschläuche zwischen den Epithelzellen durchtretend einwandern, die Exkrete in sich aufnehmen und danach wieder in die Blutlakunen zurückkehren. In diesen werden die mit Konkrementen beladenen Amöbozyten mit der Blutzirkulation fortgetrieben und gelangen an der äußeren Körperfläche, und zwar der Kiemen, Mundlappen und des Mantels durch das Epithel hindurchtretend, nach außen. Da meine Untersuchungen sich nur auf die Morphologie der Perikardialdrüse beziehen, so habe ich die Art der Funktion des Organs keinen direkten Beobachtungen unterzogen, sondern kann nur aus den morphologischen Tatsachen auf die Art des Funktionierens schließen. Ich sah bei allen von mir auf die Perikardialdrüse untersuchten Lamellibranchiaten an den mit dem Mikrotom ausgeführten Schnitten Ausfuhrgänge der Drüsenschläuche in das Perikard; auch konnte ich am Totopräparate bei *Cyprina* an einem medianen Längsschnitt die Einmündungsöffnungen in das Perikard mittelst der Lupe sehen. Es liegt kein Grund vor, anzunehmen, daß diese Ausmündungen der Drüsenschläuche außer Funktion sein und daß durch dieselben nicht die Exkrete der Drüsenzellen in das Perikard gelangen sollten, um so mehr, als an den Einmündungsöffnungen mit der Pipette Exkretionskörperchen aufgesaugt werden konnten. Damit ist aber nicht ausgeschlossen, daß Konkrementkörperchen teilweise durch Amöbozyten nach außen geschafft werden, wie CUÉNOT angibt, somit beide Arten der Entfernung solcher Exkrete bestehen.

Nach diesen allgemeinen Ausführungen über den Bau und die Funktion der Perikardialdrüse der Lamellibranchiaten gehen wir

[1]) A. a. O. pag. 78.

an die Besprechung der einzelnen von mir auf dieses Organ untersuchten Lamellibranchiaten.

Cyprina.

Bei *Cyprina islandica* ist sowohl die Perikardialdrüse des Vorhofes als auch des Mantels ausgebildet. Wenn man das Tier aus seiner Schale gelöst hat, so sieht man eine rotbraune Färbung in den Partien des Mantels, welche hinter dem Umbo gelegen sind. Diese rührt, wie die Untersuchung zeigt, von den Exkretionskörnchen der Perikardialdrüse her. Öffnet man den Perikardialraum vom Rücken aus, so fällt weiter der drüsige Belag des Vorhofes auf.

Fig. 1 zeigt ein derartiges Präparat. Die drüsigen Lappen des Vorhofes befinden sich sowohl auf der Dorsalseite als auch auf der Ventralseite des Vorhofes und reichen von der Insertionsstelle des Vorhofes an der seitlichen Perikardialwand bis kurz vor die Einmündungsstelle desselben in die Herzkammer. Die Perikardialdrüse des Mantels erscheint als eine rötliche, spongiöse Drüsenmasse und ist am mächtigsten in dem Teile des Mantels ausgebreitet, welcher nach vorn das Perikard begrenzt. Während medianwärts die Drüsenschläuche in geringerer Anzahl auftreten, finden sich in den seitlichen Teilen die Hauptmasse der Schlauchpartien, die sowohl Ausläufer nach vorn gegen den Umbo als auch in die zu beiden Seiten des Perikards gelegenen Mantelpartien senden. Es wird somit beinahe die ganze vordere Hälfte der Perikardialwand von dem drüsigen Gewebe erfüllt.

Die mikroskopische Untersuchung ergab, daß die Lappen am Vorhofe einer Fältelung der Vorhofwand und mit ihr des drüsigen Perikardialüberzuges entsprechen. Die Krausenbildung ist an der dorsalen Seite bedeutend stärker ausgebildet als an der ventralen. Der Belag mit drüsig ausgebildeten Epithelzellen setzt sich vom Vorhofe eine Strecke weit auf die dorsale Wand des Perikards fort.

Die Mantelperikardialdrüse besteht aus sich verästelnden Schläuchen (Fig. 3), welche den Ausführungsöffnungen in dem Perikardialraum zustreben, wie dies aus den Serienschnitten hervorgeht.

Die Ausführungsöffnungen liegen im vorderen Teile des Perikards, in welchem durch eine vorspringende Hautfalte ein kleinerer Nebenraum von dem eigentlichen Perikardialraum abgetrennt wird. Die Ausführungsgänge finden sich sowohl in den vordersten Teilen des hinteren großen Perikardialraumes als auch in dem vorderen Nebenraume. Die größere Anzahl der Einmündungen liegt in den

seitlichen Teilen des Perikards, während die medianen Schlauchpartien nur in wenigen Öffnungen in den Nebenraum des Perikards einmünden. Durch einen Medianschnitt kann man am Totopräparate die Ausdehnung und Form des Perikardialraumes anschaulich machen. Fig. 5 zeigt denselben einer auf die letztgenannte Weise präparierten *Cyprina*. Die Ausfuhröffnungen liegen in den Teilen der Perikardialwand, welche bei X und Z dem Perikardialraum anliegen. X ist der vordere Nebenraum des Perikards, der durch eine gewölbeartig vorspringende Falte gegen den hinteren großen Abschnitt des Perikards abgesetzt erscheint. Der Belag mit den charakteristischen Drüsenzellen setzt sich entweder von der Wand der Drüsenschläuche auf die Perikardialwand fort oder es fehlen in der Nähe der Ausmündungen der Drüsenschläuche die charakteristischen, in das Kanallumen vorspringenden Zellen, das Epithel der Drüsenschläuche ist dort flach und besitzt den Charakter des gewöhnlichen Perikardialepithels. Der Wand der Drüsenschläuche liegen Muskelfasern an, welche besonders an den Ausmündungsstellen der Drüsenschläuche in das Perikard stark entwickelt sind.

Die drüsig differenzierten Epithelzellen des Vorhofes (Fig. 2) sitzen der Basalmembran nicht eng aneinanderschließend, sondern durch Zwischenräume getrennt auf und springen sackförmig gegen den Perikardialraum vor. Sie sind länger als breit und besitzen außer dem Kern, der an der Basis der Zelle liegt, im Zellplasma eingelagerte Konkrementballen, die am distalen Ende der Zellen liegen und geschichtet erscheinen. Das drüsige Epithel der Mantelperikardialdrüse (Fig. 3 und 4) zeigt im wesentlichen dieselbe Beschaffenheit wie das des Vorhofes. Nur erscheint die Form der Epithelzellen des Vorhofes gegen die Basis der Zelle schmal zulaufend, während die drüsigen Zellen des Mantels mit ihrer Basis der Basalmembran breit aufsitzen. Die eigentümliche Form der Epithelzellen des Vorhofes hat ihren Grund in dem kontrahierten Zustand dieses Organs, wodurch die Zellen an der Basis bedeutend verjüngt erscheinen. Die Vorhofwand unterliegt nämlich verschiedenen Zuständen der Ausdehnung, infolgedessen die Zellen einerseits bei Dilatation starken Dehnungen ausgesetzt sind, andrerseits am kontrahierten Vorhof an der Basis stark verschmälert werden, wie dies Fig. 2 bezeugt.

Mya.

Cuénot hat das Vorhandensein der Perikardialdrüse des Vorhofes und des Mantels bei *Mya* nachgewiesen. Seine Untersuchungen

hatten aber nicht den Zweck, die Morphologie des Organs festzustellen, sondern aus physiologischen Gesichtspunkten die Funktion des Organs klarzulegen. Um die Perikardialdrüse der Lamellibranchiaten zu untersuchen, injizierte CUÉNOT die Tiere im Anschlusse an KOWALEVSKY mit karminsaurem Ammon. Die Zellen der Perikardialdrüse nehmen in ihren Konkrementkörperchen das Karmin auf, wodurch das Organ intensiv rot gefärbt erscheint. Auf diese Weise hat CUÉNOT die Perikardialdrüse von *Mya* sichtbar gemacht. Fig. 7 auf Tafel V der erwähnten Arbeit zeigt eine *Mya* mit vom Rücken aus geöffnetem Perikardialraum, an welcher die Perikardialdrüse des Vorhofes und des Mantels durch Karmin rot gefärbt erscheint.

MENEGAUX[1]) beschreibt die Anatomie von *Mya arenaria*, tut aber der Perikardialdrüse keine Erwähnung. In ähnlicher Weise behandelt er auch die Familie der *Cypriniden*, ohne auf die Perikardialdrüse einzugehen.

Was meine eigenen Untersuchungen über *Mya arenaria* betrifft, so fand ich, daß bei derselben die Perikardialdrüse auch in beiden Formen ausgebildet ist. Am frisch konservierten und aus der Schale herauspräparierten Tiere konnte ich am Mantel keine sich durch besondere Färbung abhebende Stelle wahrnehmen. Aber nach Öffnung des Perikardialraumes vom Rücken aus zeigte sich eine deutliche Lappenbildung am Vorhofe, woraus man auf das Vorhandensein einer Perikardialdrüse des Vorhofes schließen konnte.

Die histologische Untersuchung an Querschnitten ergab in der Tat, daß der Perikardialüberzug des Vorhofes sowohl an der dorsalen wie an der ventralen Seite drüsig entwickelt ist. Die Oberfläche des drüsigen Epithels wird der Faltung der Vorhofwand entsprechend durch zahlreiche Faltenbildungen vergrößert. Vor den Einmündungen der Vorhöfe in die Herzkammer verliert der Perikardialüberzug seine drüsige Beschaffenheit. An der dorsalen Seite ist die Krausenbildung eine stärkere als an der ventralen.

Was die Mantelperikardialdrüse betrifft, so konnte ich deren Ausdehnung und Lagerung in bezug auf die anderen Organe nur aus den Serienschnitten ermitteln. Die Perikardialdrüse des Mantels besteht aus zwei seitlich gelegenen, symmetrisch angeordneten Partien, die sich median nicht vereinigen. Die größte Ausdehnung der Drüse findet sich in den Teilen des Mantels, welche vor dem Peri-

[1]) A. MENEGAUX, Recherches sur la circulation des Lamellibranches marins. Besançon 1890.

kard liegen. Nach hinten dehnt sich die Drüse jederseits längs des Perikards aus und reicht mit ihren Ausläufern bis vor die Gegend, wo der Vorhof in die Herzkammer mündet. Die Perikardialdrüse des Mantels (Fig. 6) besteht wie bei *Cyprina* aus sich verästelnden Schläuchen, welche den Öffnungen der Drüse in das Perikard zustreben. Die Einmündungen der Drüsenschläuche sind sehr zahlreich und liegen in den vorderen Winkeln des Perikards. An den Einmündungsstellen setzt sich entweder der Besatz mit drüsig differenzierten Zellen auf die Perikardialwand fort (Fig. 6) oder die Wand der Drüsenschläuche geht vor der Ausmündung in ein flaches Epithel über und ist durch einen starken Belag mit Muskelfasern ausgezeichnet. Die Drüsenschläuche zeigen entweder ein deutliches Lumen, in welchem sich abgestoßene Zellen und Konkremente finden oder das Lumen verkleinert sich, wenn die Drüsenschläuche einen geringen Querschnitt haben und die Zellen dicht aneinander stoßen.

Die Zellen der Epithelbekleidung der Perikardialdrüse von *Mya* unterscheiden sich von den Perikardialdrüsenzellen anderer Lamellibranchiaten dadurch, daß die Konkremente entweder fehlen oder klein und unscheinbar sind. Die Zellen sind hoch und schmal und sitzen der Basalmembran durch kleinere oder größere Zwischenräume getrennt auf. Sie besitzen einen kleinen Kern, der in der Mitte oder Basis der Zelle liegt. Die Epithelzellen der Drüsenschläuche in der Mantelperikardialdrüse und jene des Vorhofes sind von gleicher Beschaffenheit.

Astarte.

Bei *Astarte* ist die Perikardialdrüse des Vorhofes mächtig ausgebildet, während die Drüsenbildung im Mantel nur gering ist. Während ich an dem aus der Schale herauspräparierten Tiere bei *Astarte borealis* keine Färbung sehen konnte, die von der Perikardialdrüse hergerührt hätte, sah ich bei einigen Exemplaren von *Astarte fusca* die rotbraun gefärbte Drüse durch die Mantelwand deutlich durchschimmern. Man sieht in dem Teile des Mantels, welcher vor dem Umbo gelegen ist, eine rotbraune, Vförmige Stelle; ferner schimmern symmetrisch auf beiden Seiten etwas hinter dieser Stelle bis vor den hinteren Adduktor rotbraune Streifen durch die Haut durch. Soweit man aus der Lage dieser Färbungen am ganzen Tiere schließen kann, entspricht die Vförmige vordere Stelle der Perikardialdrüse des Mantels, während die beiden seitlichen Streifen von den Konkrementen der Perikardialdrüse des Vorhofes herrühren, wie dies auch die weitere Untersuchung ergab.

Die Perikardialdrüse des Vorhofes kann man sich am besten dadurch anschaulich machen, daß man einen medianen Längsschnitt durch das Tier macht und den Darmabschnitt mit der Herzkammer entfernt. Fig. 7 zeigt ein auf die letztgenannte Weise ausgeführtes Präparat von *Astarte fusca.* Man sieht nun den Vorhof in seiner ganzen Ausdehnung, wie er der seitlichen Wand der Perikardialwand inserierend, von dem vordersten bis zu dem hintersten Teile desselben sich erstreckt, bedeckt von den braun gefärbten Lappen der Perikardialdrüse. Sowohl an den Seiten wie an den hinteren Teilen liegen den Vorhöfen die Nieren dicht an. Die beiden Nieren erstrecken sich mit ihren vorderen Teilen zu beiden Seiten des Perikards und vereinigen sich median hinter demselben. In dem ventralen Winkel des Perikards dürfte eine Kommunikation der beiden Vorhöfe bestehen. In diesem Verbindungsstücke ist das Lumen des Vorhofes sehr eng. Die Serienschnitte von *Astarte borealis*, die mir zur Verfügung standen, umfaßten jedoch nicht den ganzen Perikardialraum, so daß ich diese Kommunikation der beiden Vorhöfe nicht sicher ermitteln konnte. Bei *Astarte sulcata* hingegen sah ich an den Serienschnitten eine solche Verbindung der beiden Vorhöfe.

Bei der mikroskopischen Untersuchung der Perikardialdrüse des Mantels fand ich bei *Astarte sulcata* vereinzelte Drüsenschläuche zwischen den seitlichen Mantellamellen, soweit sich dieselben zu beiden Seiten des Perikards befinden. In jenen Teilen des Mantels, welche vor dem Perikard liegen, finden sich auch in den mittleren Teilen des Mantels Drüsenschläuche, welche in den vorderen Winkel des Perikards ausmünden. Bei *Astarte borealis* liegen nur in den mittleren Teilen des Mantels im Bereiche des Umbo wenige Drüsenschläuche, gleichfalls mit Einmündungen in den vorderen Winkeln des Perikards. In bezug auf den histologischen Bau unterscheiden sich die Zellen der Perikardialdrüse des Mantels nicht von jenen des Vorhofes, auf deren Beschreibung ich jetzt übergehe.

Die Zellen sitzen getrennt, aber nahe aneinander, der Basalmembran auf. Sie besitzen einen großen Kern und zahlreiche Konkremente in Form kleiner Körnchen, die auch zu Konkrementballen gehäuft sein können. Stellenweise findet man längs der das Lumen des Vorhofes durchsetzenden Muskeln Schläuche der Perikardialdrüse, welche in das Innere des Vorhofes hineingezogen worden sind, gleichwie von GROBBEN[1]) bei *Arca* und *Pectunculus* solche Schläuche und Gruppen von Zellen im Innern des Vorhofes nach-

[1]) K. GROBBEN, Die Perikardialdrüse der Lamellibranchiaten, pag. 11 und 14.

gewiesen wurden. Bei *Astarte* bleiben diese Schläuche mit der Oberfläche in Zusammenhang. Schon an der auf dem Objektträger ausgebreiteten Vorhofwand kann man dieses Verhalten sehen. Fig. 8 zeigt ein solches Präparat bei mikroskopischer Vergrößerung. An den Zellen sieht man die feinkörnige Beschaffenheit der Konkremente; der Kern ist an dem Glyzerinpräparate nicht sichtbar. Auch an den Serienschnitten konnte ich Querschnitte von Drüsenschläuchen sehen, welche, gegen das Innere des Vorhofes gerückt, an der Vorhofmuskulatur liegen.

Sphaerium (Cyclas.)

Cuénot hat bei *Sphaerium (Cyclas)* das Vorhandensein der Perikardialdrüse des Mantels konstatiert, aber keine Beschreibung der Anatomie des Organs gegeben. Während die anderen von mir untersuchten Formen marin sind, stammt *Sphaerium* bekanntlich aus dem Süßwasser. Das von mir untersuchte *Sphaerium corneum* weist eine Perikardialdrüse des Mantels von geringer Ausdehnung auf. Der Perikardialüberzug des Vorhofes ist nicht drüsig entwickelt.

Nachdem das Tier durch Entkalken mit Perényischer Flüssigkeit aus der Schale gelöst worden war, konnte ich unter der Lupe keine Färbung sehen, welche durch die Perikardialdrüse hervorgerufen worden wäre. Aus den Serienschnitten aber ging hervor, daß, wie schon erwähnt, zwar am Vorhofe keine Drüsenbildung sich findet, im Mantel jedoch Drüsenschläuche vorhanden sind, die in den Perikardialraum ausmünden. Die Drüsenschläuche finden sich in der vorderen Hälfte in symmetrischer Anordnung zu beiden Seiten des Perikards und erstrecken sich in die oberen Teile der seitlichen Mantellappen. Die Drüsenschläuche sind von geringer Zahl, aber relativ sehr weit; sie münden in die vordere Hälfte des Perikards.

Wie ich aus den Serienschnitten entnehmen konnte, springt in den vorderen Abschnitt des Perikardialraumes der die Genitalorgane und den Darm enthaltende Teil des Eingeweidesackes in der Mitte nach der dorsalen Seite vor, infolgedessen der Perikardialraum gegen vorne zu je zwei seitliche Zipfel aufweist, in welche ebenfalls Drüsenschläuche einmünden.

Die Zellen, welche das Epithel der Perikardialdrüse bilden, sitzen im Gegensatze zu den bisher beschriebenen Formen der Basalmembran meist flach auf, durch größere Zwischenräume voneinander getrennt. Sie besitzen keine Konkremente, sondern zeigen

neben dem großen Kern Vakuolen. Der Belag mit drüsig differenzierten Zellen setzt sich von den Drüsenschläuchen an der oberen Wand des Perikards eine Strecke weit fort.

Aus den vorliegenden Untersuchungen geht als Ergänzung bestehender Angaben die weite Verbreitung der Perikardialdrüse unter den Lamellibranchiaten hervor.

Zum Schlusse komme ich der angenehmen Pflicht nach, meinem hochverehrten Lehrer und Institutsvorstande Herrn Prof. Dr. Karl Grobben für die Anregung zu dieser Arbeit und für die stete Förderung bei derselben meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen. Desgleichen bin ich dem Herrn Assistenten Dr. Mario Stenta zu vielem Dank verpflichtet.

Figurenerklärung.

Fig. 1. Mittelteil des Rumpfes von *Cyprina islandica*, vom Rücken aus gesehen. Der Perikardialraum ist geöffnet, indem die dorsale Wand derselben abgetragen ist. Die den Herzbeutel vorn begrenzende, im Mantel gelegene Perikardialdrüse ist angeschnitten.

Fig. 2. Querschnitt durch die Perikardialdrüse des Vorhofes von *Cyprina islandica*. — Mikroskop Leitz, Objektiv 7, Okular 4, eingezogener Tubus.

Fig. 3. Querschnitt durch die Perikardialdrüse des Mantels von *Cyprina islandica*. Es sind mehrere Drüsenschläuche sowie deren Ausführungsgänge in das Perikard getroffen. — Entworfen mit Objektiv 3, ausgeführt mit Objektiv 5, Okular 3.

Fig. 4. Querschnitt eines Drüsenschlauches der Perikardialdrüse des Mantels desselben Tieres bei stärkerer Vergrößerung. — Objektiv 7, Okular 3.

Fig. 5. Medianer Längsschnitt durch den hinteren Teil des Rumpfes von *Cyprina islandica*. Darm und Herz sind im Längsschnitt getroffen. In dem vordersten, über dem Eingeweidesack liegenden Teile des Herzbeutels ist der Nebenraum durch eine vorspringende Hautfalte vom übrigen Perikardialraum geschieden. Die Ausführöffnungen der Mantelperikardialdrüse befinden sich sowohl vor als hinter dieser Hautfalte bei *X* und *Z*.

Fig. 6. Querschnitt durch die Perikardialdrüse des Mantels von *Mya arenaria*. Es ist die Einmündung eines Drüsenschlauches in das Perikard getroffen. Der Belag mit drüsig differenzierten Zellen setzt sich auf die Perikardialwand fort. Links sieht man einige Querschnitte von Drüsenschläuchen, zwischen welchen sich Blutlakunen befinden.

Fig. 7. Perikard mit den benachbarten Organen von *Astarte fusca*. Der Darm mit der Herzkammer wurde vor und hinter dem Herzbeutel abgeschnitten und herausgenommen, wodurch die großen Lappen des Vorhofes sichtbar wurden, die die ganze seitliche Wand des Perikards überziehen. Den hinteren Abschluß des Perikards bildet die Niere.

Fig. 8. Ein längs eines Vorhofmuskels in das Innere des Vorhofes eingestülpter Drüsenschlauch des Vorhofes von *Astarte fusca*, der in zwei Säcken um den Muskel angeordnet erscheint. Die Drüsenzellen sind dicht gehäuft. — Objektiv 7, Okular 4.

Fig. 9. Querschnitt durch die Perikardialdrüse des Mantels von *Sphaerium*. Es ist die Einmündung eines Drüsenschlauches in das Perikard getroffen. Man sieht das äußere und das innere Mantelepithel, die dazwischen liegenden Blutlakunen und den Ansatz der Kiemen.

Allgemeine Buchstabenbezeichnung.

B = Bindegewebe.
Bl = Blutlakunen.
C = Konkrementkörperchen.
Cs = Blutkörperchen.
D = Darm.
E = Eingeweidesack.
Ep = Äußeres Mantelepithel.
Ep' = Inneres Mantelepithel.
G = Gonaden.
H R = Hinterer Retraktor des Fußes.
K = Kiemen.
Ms = Muskelfasern.
N = Niere.
P = Die am Vorhof in Form von Lappen gebildete Perikardialdrüse.
P' = Die im Mantel gelegene Perikardialdrüse.
Pc = Perikardialraum.
S = Drüsenschläuche der Perikardialdrüse des Mantels.
V = Herzkammer.
Vc = Vakuolen.
X = Nebenraum des Perikardialraumes.

Druck von Gottlieb Gistel & Cie., Wien, III., Münzgasse 6.

Neue Phyllobothriden aus *Notidanus (Hexanchus) griseus Gm.*

Von

Bruno Klaptocz.

(Mit einer Tafel und 4 Textfiguren.)

Im folgenden werden zwei neue Arten von Phyllobothriden beschrieben, die aus einem am 9. April 1895 bei Barcola im Golfe von Triest gefangenen *Notidanus (Hexanchus) griseus Gm.* stammen. Die diesbezüglichen Untersuchungen wurden im Winter 1905 im I. zoologischen Institut der Universität Wien durchgeführt. Herr Professor PINTNER, der die in jenem Fische enthaltenen Parasiten gesammelt und konserviert hatte, hatte die Güte, mir die darin enthaltenen Phyllobothriden zur Bearbeitung zu überlassen.

Eine der größten Schwierigkeiten, auf die der Untersucher von Phyllobothriden stößt, besteht darin, die jeweils vorliegenden Exemplare zu bestimmen, eine Schwierigkeit, der bereits J. P. VAN BENEDEN (2, pag. 123) bei der Definition seines Genus *Phyllobothrium* gedenkt: „Les espèces de ce genre sont très-difficiles à distinguer les unes des autres, surtout quand on n'a pas l'occasion de les étudier comparativement dans leurs divers états. C'est que la mobilité des bothridies est extraordinairement grande. Nous ne serions pas même surpris de voir ceux qui s'occuperont de ces recherches accuser ces observations et nos dessins surtout d'être peu exacts; au début on sera généralement disposé, ou à multiplier encore les espèces, ou à les réduire. Nous avons nous-même passé par toutes ces péripéties."

Als einziger Ausweg aus diesem Dilemma muß der angesehen werden, die vorhandenen Exemplare einer Art — und es sind doch

fast immer mehrere in einem Wirtstier vorhanden — nach möglichst verschiedenen Methoden zu behandeln, um sie so in verschiedenen Kontraktionszuständen, die oft ein sehr abweichendes Gepräge zur Schau tragen, zu fixieren und diese mit Angabe der Konservierungsmethode genau schriftlich und bildlich darzustellen. Dieses an sich gewiß einzig richtige Vorgehen hat indessen auch zu verschiedenen Auswüchsen geführt, so z. B. zu dem, daß ein Autor einen Teil der zu untersuchenden, aus Seefischen stammenden Würmer in das weder als lebenserhaltendes Medium noch als Konservierungsflüssigkeit in Betracht kommende Süßwasser zu legen pflegte und sich dann noch zu wundern schien, wenn die Bothridien der derartig mißhandelten Tiere „profoundly modified“ erschienen, sie aber nichtsdestoweniger sehr genau beschrieb.

Es fanden sich in dem erwähnten *Notidanus* von Phyllobothriden-Scolices zwei verschiedene Arten mit zum Teil ziemlich langen, zum Teil vollständigen Ketten, sowie eine größere Anzahl freier Proglottiden, sämtlich einer Art, über deren Zugehörigkeit zu der einen der im nachfolgenden beschriebenen Arten kein Zweifel herrschen kann.

Monorygma rotundum nov. spec. (Textfigur 1).

Die eine Art der vorliegenden Scolices ist zweifellos dem Genus *Monorygma* Diesing zuzuzählen, von dem dieser folgende Definition gibt (6, pag. 275): „Corpus articulatum taeniaeforme. Caput a corpore collo discretum, bothriis quatuor oppositis, sessilibus, marginibus integris, singulo acetabulo auxiliario subcirculari instructo. Myzorhynchus terminalis. Aperturae genitalium marginales. In Selachiorum intestinis. Evolutio ignota.“

Die vorliegenden Scolices stimmen nun allerdings nicht in allen Einzelheiten mit der obigen Definition: ein Myzorhynchus*) ist nicht vorhanden. Allein dem gegenüber ist zu bemerken, daß

*) Als Myzorhynchus wird von den Autoren in der Regel ein apicaler, in der Hauptachse des Tieres gelegener protraktiler Saugnapf bezeichnet, mitunter aber auch bloß die vorragende, bewegliche Scolexspitze (siehe E. Lönnberg 12, pag. 11). In diesem letzteren Fall kommt es dann natürlich nur auf den jeweiligen Kontraktionszustand der Scolexspitze an, ob ein Myzorhynchus konstatiert wird oder nicht. Von wem dieser Ausdruck stammt, konnte ich nicht ergründen; Diesing (6, vgl. die Definitionen des Genus Monorygma pag. 217 und pag. 275) bedient sich bereits seiner, und zwar synonym mit „haustellum“. — Nebenbei sei bemerkt, daß Myzorhynchus auch der Name eines von Blanchard aufgestellten Culicidengenus ist.

der Myzorhynchus überhaupt ein sehr variabler Charakter zu sein scheint, sowie daß er sich mitunter (Echeneibothrien) im Alter zurückbilden soll; es ginge daher nicht an, für diese Art ein neues Genus zu schaffen, das von *Monorygma* nur durch das erwähnte, gewiß nicht ausschlaggebende Merkmal, vom Genus Phyllobothrium aber nur durch seine „margines integrae" verschieden wäre; man muß vielmehr die Definition des Genus Monorygma entsprechend („mit oder ohne Myzorhynchus") erweitern.

Diese Form ist durch drei Scolices mit Ketten in einer Länge von 13·6, 16·5 und 17·3 *mm* vertreten. Sie wurden mit Sublimat konserviert, gepreßt und mit Safranin, respektive Cochenillealaun gefärbt.

An dem birnförmigen Mittelteil des Scolex sitzen vier große, vollkommen glattrandige Bothridien von flacher, einem gleichschenkeligen Dreieck mit stark abgerundeten Ecken ähnlicher Form, an deren spitzeren, nach vorn gerichteten Ecken sich je ein akzessorischer Saugnapf befindet.

Die Längsachse der Bothridienfläche ist natürlich individuell, wie auch nach dem jeweiligen Kontraktionszustande verschieden und schwankt bei den drei Scolices zwischen 1·3 und 2·2 *mm*, die größte Breite zwischen 1·2 und 1·9 *mm*.

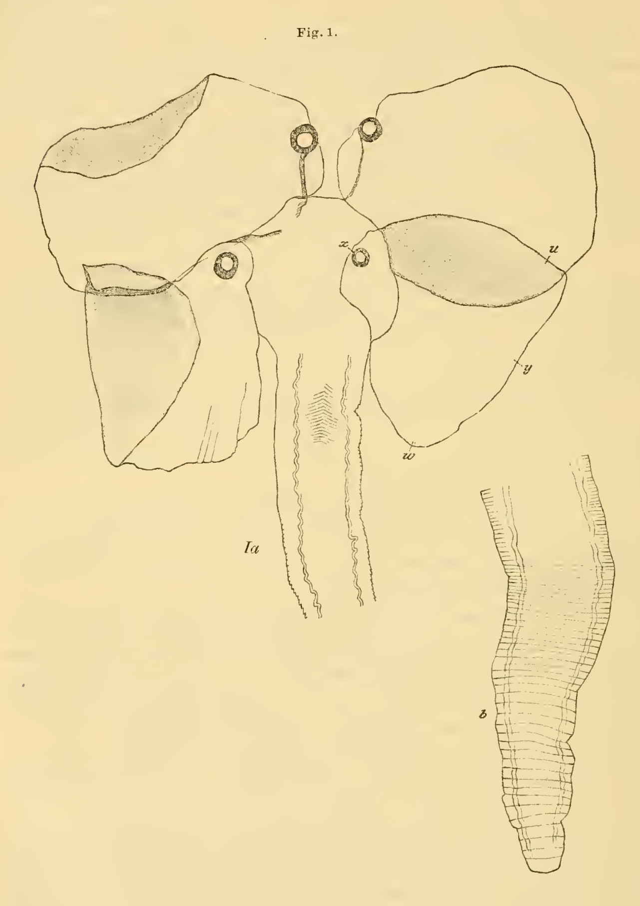
Die Länge der gewöhnlich kreisrunden, oft auch etwas elliptisch gestalteten akzessorischen Saugnäpfe — die in obige Längenangabe der Bothridien einbezogen ist — schwankt zwischen 151 und 214 μ, ihre Breite zwischen 150 und 189 μ.

Die Bothridien sind sitzend, und zwar in der Weise mit dem Scolex verbunden, daß ihre vorderen Enden mit dem akzessorischen Saugnapf, der hier den Bothridienrand unterbricht, der Hauptachse des Scolex viel näher stehen als ihre hinteren Enden, die auch viel freier und deshalb mehr gefaltet sind als die vorderen.

Die erste Gliederung läßt sich ungefähr 378 μ hinter dem Ansatze der Bothridien erkennen, ist aber hier so wenig deutlich, daß man wohl annehmen kann, daß sie bereits früher beginne, um so mehr, als ja auch im weiteren Verlauf der Ketten mit Ausnahme von deren Enden die Gliederung nirgends so ausgeprägt erscheint, daß man die Proglottiden auf weitere Strecken zählen könnte. Der Rand der Kette erscheint stets glatt, die Gliederung hier meist nur schwach angedeutet. Der Abstand der wellenförmig verlaufenden Exkretionsstämme voneinander ist größer als der eines von ihnen vom zugehörigen Kettenrand. Reife Glieder waren leider nicht vorhanden. Indeß lassen sich doch in den letzten Proglottiden der

16·5 *mm* langen Kette, die übrigens am Hinterende abgerissen ist — die beiden anderen Ketten sind vollständig —, Andeutungen von

Fig. 1.



Monorygma rotundum nov. spec. Vergrößerung 3.
Ia Scolex. *b* Kettenende.

Genitalorganen erkennen: nämlich die Dotterfollikel, die auf die Seitenteile der Proglottis beschränkt sind und hier von der Vorder-

bis zur Hintergrenze der Proglottiden sich finden und die Hodenbläschen, welche in großer Zahl den ganzen innerhalb der Dotterfollikel gelegenen Raum einnehmen. Die Genitalatrien dürften unregelmäßig alternieren und in oder etwas hinter der Mitte des Proglottidenrandes gelegen sein. Was die Größe der einzelnen Proglottiden betrifft, so ergeben sich bei den drei Exemplaren folgende Maße:

Länge der Kette	13·6 *mm*	16·5 *mm*	17·3 *mm*
Davon entfallen auf den Scolex	620 μ	940 μ	zirka 1000 μ
Erste Gliederung erkennbar hinter dem Ansatz der Bothr.:	416 μ	378 μ	567 μ
Scolex hinter dem Ansatz der Bothridien breit	655 μ	556 μ	693 μ

Proglottis hinter dem Ansatz der Bothridien	breit	lang	Proglottis hinter dem Ansatz der Bothridien:	breit	lang	Proglottis hinter dem Ansatz der Bothridien:	breit	lang
3.780 μ	565 μ	—	5.040 μ	391 μ	22 μ	4.788 μ	504 μ	22 μ
7.360 μ	617 μ	—	7.560 μ	605 μ	—	6.930 μ	693 μ	—
8.820 μ	617 μ	25 μ	10.080 μ	479 μ	20 μ	14.427 μ	706 μ	32 μ
11.340 μ	529 μ	50 μ	12.600 μ	517 μ	36 μ	16.254 μ	454 μ	63 μ
12.600 μ	403 μ	95 μ	13.860 μ	504 μ	70 μ			
			Vorletzte Proglottis:	277 μ	202 μ			

Was die Unterschiede dieser Art von den drei bisher bekannten und als solche anerkannten *Monorygma*arten anbelangt, von *M. perfectum* Diesing (*Anthobothrium perfectum* van Beneden), *M. elegans* Monticelli („*M. perfectum* Diesing“ bei Zschokke 17) und *M. chlamydoselachi* Lönnberg, so sind sie bestimmt und gestalten sich folgendermaßen:

Diese vier Arten stehen in einer Reihe, in der *M. rotundum* das eine, *M. chlamydoselachi* das andere Extrem darstellt, während *M. elegans* dem ersteren, *M. perfectum* dem letzteren näher steht. Nach den vorliegenden Zeichnungen besitzen *M. perfectum* (van Beneden 2, Pl. XVII, Fig. 12) und *M. chlamydoselachi* Lönnberg (l. c. Fig. 1) keine eigentlichen akzessorischen Saugnäpfe; es wird vielmehr die seitlich aufgewölbte Bothridienfläche durch einen ziemlich weit vorn gelegenen Querwall in einen kleineren, vorderen und einen größeren, hinteren Abschnitt geteilt, welch letztere Partie, wie van Beneden (2, pag. 125) von *M. perfectum* sagt, „prend habituellement la forme d'un canot“. Dasselbe ist bei *M. chlamydoselachi* in noch stärkerem Maße der Fall.

Der Abstand in der Reihe ist am größten zwischen *M. elegans* und *M. perfectum.* Bei *M. elegans* (ZSCHOKKE 17, Pl. VII, Fig. 114) sind bereits wirkliche akzessorische Saugnäpfe vorhanden und ebenso auch bei *M. rotundum.* Sieht man von den jedenfalls durch die Art der Konservierung (Pressung) hervorgerufenen Abweichungen von der natürlichen Gestalt bei den vorliegenden Exemplaren von *M. rotundum* ab, so gestalten sich die Unterschiede dieser Art von *M. elegans* folgendermaßen:

M. rotundum übertrifft an Größe der Bothridien, die hier ebensowenig wie bei *M. elegans* „bootförmige“ Bildungen aufweisen, nicht nur diese Art, sondern auch die beiden anderen. Auch liegen hier die akzessorischen Saugnäpfe immerhin etwas weiter in den Bothridien als bei *M. elegans.*

Aus allem diesem geht wohl zur Genüge hervor, daß sich die vier Monorygmaarten in zwei Gruppen scheiden, denen man mit Recht die Bedeutung von Subgenera zusprechen könnte. Die typische Gruppe ist jene, welcher *M. perfectum* und *chlamydoselachi* angehören, während die andere mit *M. elegans* und *rotundum* zum Genus Phyllobothrium hinführt, dem namentlich die letztgenannte Art nahesteht.

M. rotundum weist auch eine gewisse Ähnlichkeit in der Gestalt des Randes und der Befestigungsweise der Bothridien (ovato-triangularia, antice convergentia, postice exstantia, P. OLSSON 15, pag. 42) mit *Trilocularia gracilis* OLSSON (*Phyllobothrideum Acanthiae vulgaris* OLSSON, *Monorygma gracile* MONTICELLI) auf, ist aber andrerseits von diesem durch die der Gattung *Trilocularia* zukommenden Charaktere wieder hinlänglich unterschieden.

Große Ähnlichkeit weist *M. rotundum* auch mit *Crossobothrium angustum* LINTON (*Orygmatobothrium angustum* LINTON) auf, von dem es aber namentlich in der Gestalt der Kette wieder gründlich verschieden ist.

Crossobothrium campanulatum nov. spec. (Textfiguren 2, 3 und 4).

Was die andere Art betrifft, so ist sie dem von LINTON (9, pag. 17) aufgestellten Genus *Crossobothrium* zuzuzählen:

„Body articulated, slender, flattened, subquadrate; neck short or none; bothria four, opposite, pediceled, unarmed, each provided with one auxiliary acetabulum on the anterior border. Faces of bothria with a raised rim or border, which becomes more or less free, cut or frilled as the worm grows weak. Genital apertures, both male and female, marginal. Development not known.“

Außerdem hebt der Autor hervor, daß diese Gattung vom Genus *Phyllobothrium*, dem sie zunächst steht, sich durch den Besitz gestielter Bothridien anstatt sitzender und durch den Mangel eines deutlichen Halses unterscheide, beides Merkmale, die bei der vorliegenden Art klar ausgeprägt erscheinen.

Von dieser Art liegen sechs Exemplare vor, von denen drei zu den übrigen in einem schärferen Gegensatze stehen, der sich jedoch leicht und nur so aufklärt, wenn man annimmt, daß jene, die viel kräftiger, also älter sind als die anderen, die sterilen Proglottiden, die diesen noch anhaften, bereits abgestoßen haben. Dieser Vorgang ist ja bei anderen Cestoden genugsam bekannt geworden.

Die drei jüngeren Exemplare sind Scolices mit Ketten von 23 (Fig. 2), 67 und 73 (Fig. 3) *mm* Länge, wobei für den in diese Maße inbegriffenen Scolex stets etwas über einen Millimeter in Abzug zu bringen ist.

Die kürzeste dieser Ketten wurde mit Sublimat konserviert, gepreßt und mit Safranin behandelt (Fig. 2); auch die beiden anderen Ketten wurden mit Safranin gefärbt, vorher jedoch in Sublimat geschüttelt, worauf viele, weiterhin erwähnte Abweichungen von der nicht geschüttelten Kette zurückzuführen sind. Teile der längeren dieser beiden Ketten zeigt Fig. 3.

Die älteren Formen werden durch drei Ketten von 260, 335 und 505 *mm* Länge repräsentiert; alle drei Exemplare wurden in Sublimat geschüttelt, die kürzeste in Osmiumsäure, die mittlere in Alkohol und die längste (Fig. 4) in Formol konserviert.

Die vier Bothridien besitzen je einen, an ihrem Vorderende gelegenen akzessorischen Saugnapf (der in den Figuren nur dort dargestellt wurde, wo er in der gezeichneten Lage deutlich sichtbar war, während er sich selbstverständlich überall findet). Was die Gestalt der Bothridien betrifft, so erscheinen sie an den geschüttelten, daher gestreckteren und der natürlichen Gestalt näher kommenden Exemplaren als an langen Stielen, deren mächtige Längsmuskulatur wohl zu unterscheiden ist, sitzende, glockenförmige Gebilde; an dem nicht geschüttelten Scolex hingegen als an kurzen, dicken Stielen sitzende, seichte, etwa schalenförmige Organe.

Der Rand der Bothridien zeigt einen nur vorn durch den akzessorischen Saugnapf unterbrochenen, regelmäßig gekerbten Saum. Auch hier schwankt die Gestalt der akzessorischen Saugnäpfe zwischen kreisrunder und elliptischer Form, wobei noch zu bemerken ist, daß sie einen gleichbreiten, erhöhten Rand aufweisen, der aller-

Fig. 2.

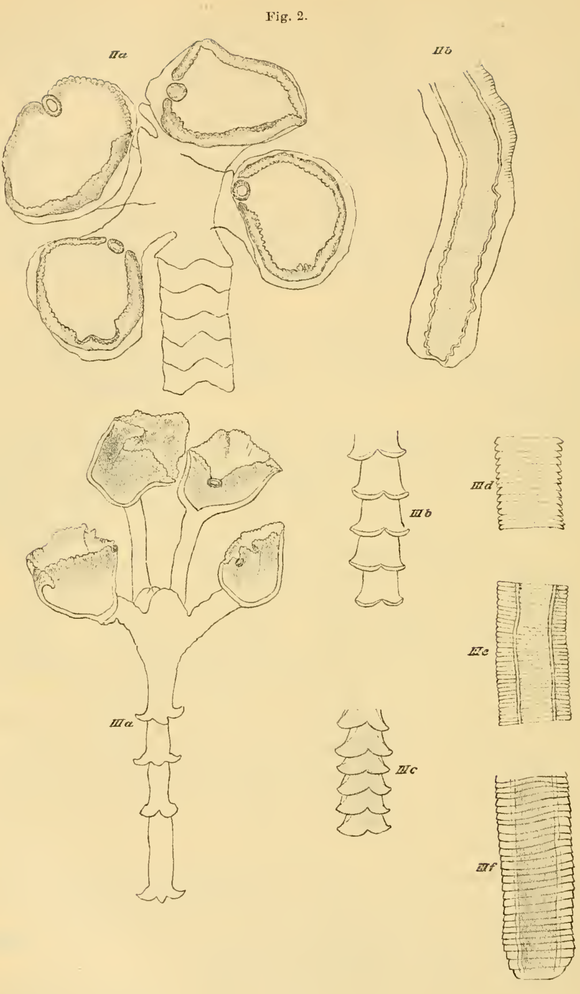


Fig. 3.

Crossobothrium campanulatum. Jüngere Exemplare. Vergrößerung 30.

IIa, b gepreßte Form von 23 *mm* Länge.

IIIa—f geschüttelte Form von 73 *mm* Länge.

dings an einzelnen Saugnäpfen der gepreßten Form (Fig. 2), jedenfalls eine Folge des darauf ausgeübten Druckes, verschwunden ist.

Ein Hals ist nicht vorhanden. Der Scolex endet gleich den ersten Proglottiden mit kräftigen, seitlichen Zacken, die bei den geschüttelten Exemplaren schwach nach vorn zurückgebogen, beim gepreßten Exemplar mehr nach hinten gerichtet sind und verstreichen.

Als allgemeiner Charakter der jüngeren Ketten dieser Art läßt sich folgendes aufstellen, wobei die geschüttelten Exemplare als die der natürlichen Form am nächsten kommenden in erster Linie in Betracht gezogen sind:

Die ersten Proglottiden, deren Länge ihre Breite bedeutend übertrifft, enden mit vier kräftigen, seitlich abstehenden Zacken.

Diese Zacken kommen dadurch zustande, daß der glockenförmig vorragende Hinterrand der Proglottis durch vier relativ tiefe Einschnitte geteilt erscheint. Zwei dieser Einschnitte stehen median und zwei lateral.

Im weiteren Verlauf der Kette gestaltet sich das Verhältnis der Proglottidenbreite zu dem der Länge immer günstiger, während die Zacken immer weniger distinkt werden, in Ecken übergehen und schließlich ganz verschwinden. Weiterhin erscheint die Kette als ein von geraden Linien begrenztes Band, an dem die Gliederung nur am Rande etwas ausgeprägt erscheint.

Nur bei einer einzigen der drei jüngeren Ketten, der längsten (73 *mm*, Fig. 3), zeigt sich dem Ende zu wieder ein Länger- und Deutlicherwerden der Glieder, die aber ihre Zacken vollständig verloren haben.

Erwähnt sei noch, daß die deutlich sichtbaren Exkretionshauptstämme, namentlich im vordersten Teile der Kette, einen wellenförmigen Verlauf aufweisen. Hier verlaufen auch die beiden Stämme nahe aneinander, so daß der Abstand zwischen beiden geringer oder wenigstens nicht größer ist, als der eines Stammes von dem auf derselben Seite liegenden Gliederrande. Weiter hinten jedoch vergrößert sich der Abstand zwischen beiden Stämmen zusehends, so daß diese an den Enden der vorliegenden Ketten bereits ganz nahe den Gliederrändern verlaufen.

Was die älteren Ketten betrifft, so unterscheiden sie sich in Bezug auf den Scolex lediglich durch ihre etwas größere Derbheit von den wie sie geschüttelten, jüngeren Formen. Dagegen weisen bereits die vorderen Proglottiden der älteren Ketten einen weitaus kräftigeren, gedrungeneren Bau auf als die der jüngeren Ketten.

Fig. 4.



Crossobothrium campanulatum nov. spec. Kette in natura. 505 *mm*.

Vergrößerung 30.

IVa = Scolex. *b—h* = Stücke der Kette. *i* = Kettenende.

Maße der älteren Exemplare.

Osmiumkette 260 *mm*	Alkoholkette 335 *mm*	Formolkette 505 *mm*
	Scolexdurchmesser . 2120 μ Tiefe eines Bothridiums . . . . . 931 μ Länge eines Bothridiums . . . . . 1448 μ Breite des Scolex hinter dem Ansatze der Bothridien . . . . . . 310 μ	Breite eines Bothridiums . . . . . 819 μ Breite des Scolex hinter dem Ansatze der Bothridien . . . . . . 259 μ
1. Proglottis größte Breite (von Zackensp. zu Zackensp.) 360 μ Länge . . . 420 μ	1. Proglottis größte Breite (von Zackenspitze zu Zackenspitze) . . 569 μ Länge . . . . . 181 μ Größte Breite der Kette etwa 5 *cm* vor dem Ende . . 1706 μ Länge einer Proglottis hier . . . 362 μ	1. Proglottis größte Breite (von Zackenspitze zu Zackenspitze) . . 416 μ Länge . . . . . 189 μ
Vorletzte Progl. Länge . . . 724 μ Breite . . . 711 μ	Vorletzte Proglottis Länge . . . . . 672 μ Breite . . . . . 1293 μ	Vorletzte Proglottis Länge . . . . . 1344 μ Breite . . . . . 1034 μ

Weiterhin tritt dieser Unterschied immer markanter hervor, indem hier die Gliederung der Kette in deren ganzen Verlauf deutlich zu sehen ist und die Zacken allmählich in Ecken übergehen, die sich bis zum Ende erhalten; die letzte Proglottis endet zweizipfelig.

Auch hier übertrifft die Länge der vorderen Glieder ihre Breite. Etwa in der Mitte der Ketten hat sich dieses Verhältnis ganz zugunsten der Breite umgeändert: hier sind die Glieder viel breiter als lang und zugleich merklich kürzer als die vordersten Proglottiden. Erst gegen das Ende der Kette nimmt ihre Länge wieder bedeutend zu.

Die letzte Proglottis weist, wie eben erwähnt, ein zweizipfeliges Ende auf, wie dies auch bei den im nachfolgenden beschriebenen, freien Proglottiden der Fall ist.

Von *Crossobothrium laciniatum* Linton, das unter den bisher bekannten Phyllobothriden der vorliegenden Form zunächst steht, unterscheidet sich *Crossobothrium campanulatum* hinlänglich:

Schon am Scolex fallen die bei *Crossobothrium campanulatum* bedeutend längeren Stiele der Bothridien auf, die hier selbst bei dem gepreßten Exemplar weitaus länger sind als bei irgend einem

Maße der jüngeren Exemplare.

Gepreßter Scolex:	Geschüttelte Scolices:
Länge der Bothridien mit Einschluß des akzessorischen Saugnapfes . . 743—1184 μ	Länge der Bothridien infolge deren Lagerung nicht meßbar.
Größte Breite der Bothridien 643—1096 μ	Größte Breite der Bothridien . . . . . 617—832 μ
Tiefe der Bothridien infolge deren Lagerung nicht meßbar.	Tiefe der Bothridien . . . . 630—731 μ
Akzessorische Saugnäpfe Länge . . . 151—176 μ Breite . . . 126—182 μ	Akzessorische Saugnäpfe Länge . . . . 126—139 μ Breite . . . . 139—164 μ

Kette mit Scolex: 23 *mm*			Kette mit Scolex: 67 *mm*			Kette mit Scolex: 73 *mm*		
Proglottis	Größte Breite	Länge	Proglottis	Größte Breite	Länge	Proglottis	Gr. Breite	Länge
1	643 μ	214 μ	2	340 μ	630 μ	1	397 μ	328 μ
11	693 μ	126 μ	15	354 μ	554 μ	2	—	416 μ
31	605 μ	101 μ	31	354 μ	441 μ	40	416 μ	302 μ
71	554 μ	63 μ	50	328 μ	227 μ	60	441 μ	212 μ
100	643 μ	38 μ	100	354 μ	113 μ	90	378 μ	151 μ
160	680 μ	19 μ	110	302 μ	88 μ	120	491 μ	88 μ
5.000 μ hinter d. 160. Progl.	529 μ	—	150	315 μ	50 μ	140	441 μ	63 μ
			178	315 μ	38 μ	250	428 μ	25 μ
			224	265 μ	25 μ	**3.750** μ hinter d. 250. Glied	491 μ	38 μ
10.000 μ hinter d. 160. Progl.	504 μ	—	330	239 μ	16 μ			
	Beim 100. Glied etwa beginnen die Zacken sich zu verlieren, so daß von hier ab die Grenzen der Ketten gerade Linien sind. Die Proglottiden nehmen bis zum Ende der Kette an Länge stetig ab.		**3.780** μ hinter d. 330. Glied	290 μ	19 μ	**8.790** μ hinter d. 250. Glied	567 μ	25 μ
			8.820 μ hinter d. 330. Glied	354 μ	—	**13.830** μ hinter d. 250. Glied	592 μ	19 μ
			20.160 μ hinter d. 330. Glied	441 μ	—	**21.330** μ hinter d. 250. Glied	680 μ	29 μ
				Bei der 110. Proglottis etwa gehen die Zacken am Hinterende der Proglottis in Ecken über. Hinter dem 330. Glied sind die Proglottiden nicht mehr zu zählen.		**27.630** μ hinter d. 250. Glied	592 μ	25 μ
						35.130 μ hinter d. 250. Glied	542 μ	50 μ
						36.640 μ hinter d. 250. Glied	378 μ	189 μ

der abgebildeten Exemplare von *Crossobothrium laciniatum*. Obwohl kein Zweifel darüber herrschen kann, daß die Länge der Bothridienstiele ein sehr problematisches Unterscheidungsmerkmal darstellt — man denke nur an die verschiedenen Konservierungsarten, die diesbezüglich beinahe entgegengesetzte Resultate liefern —, so ist der Unterschied in diesem Falle doch genügend ausgebildet, um zur Artenunterscheidung mit herangezogen werden zu können.

Weitaus augenfälliger sind die Unterschiede bereits in der Kette, die bei *Crossobothrium laciniatum* Linton bedeutend breiter ist,

am größten in der Proglottis, in der namentlich die Hodenlagerung eine bei diesen beiden Arten verschiedene ist.

Auch von *Crossobothrium angustum* LINTON (früher von LINTON *Orygmatobothrium angustum* genannt) unterscheidet sich die vorliegende Art auffällig. Um nur die auffälligsten Unterschiede anzugeben: *Crossobothrium angustum* fehlen die Zacken am Scolexende und an den Proglottiden. Ferner nehmen die Proglottiden sehr rasch an Größe zu, ihre Zahl ist daher eine geringe. Auch hier ist die Hodenlagerung eine ganz andere als bei *Crossobothrium campanulatum.*

Die Ketten dieser Art ähneln durch den Besitz von Zacken am Hinterende der Proglottiden bis zu einem gewissen Grade auch den Ketten von Arten anderer Phyllobothridengenera, so z. B. denen von *Phyllobothrium Dohrni* (OERLEY) (*Orygmatobothrium Dohrni* OERLEY) und *Anthobothrium laciniatum* LINTON.*)

Anatomie und Histologie der freien Proglottiden von Crossobothrium campanulatum.

Im folgenden sei entsprechend dem Vorgang von R. LEUCKART diejenige Fläche, der der Uterus zunächst liegt, als ventrale bezeichnet.

Die äußere Gestalt der vorliegenden Proglottiden erscheint durch die Konservierungsmethode modifiziert: die in Sublimat geschüttelten Proglottiden erscheinen natürlich schlanker und gestreckter als die einfach in Formol konservierten. Während sich bei den geschüttelten Sublimatexemplaren (Taf. I, Fig. 1) die größte Breite zur größten Länge ungefähr wie 1:3 verhält, gestaltet sich dasselbe Verhältnis bei den Formolexemplaren wie 2:3. Die Gestalt der freien Proglottis bezeichnet man wohl am zutreffendsten als breit-spindelförmig. Ihre größte Breite fällt ungefähr mit ihrer Mitte zusammen, d. h. mit der Linie, die einerseits durch den Hinterrand des Cirrusbeutels, andrerseits durch deren Fortsetzung gebildet wird. Natürlich sind die beiden Hälften, verschiedenen Kontraktionszuständen entsprechend, nicht immer gleich: meist ist die vordere, welche alle männlichen Genitalorgane enthält, seltener die hintere etwas größer.

---

*) Von dieser Art gibt der Autor neben anderen Darstellungen auch eine (10, Plate IV, Fig. 2), welche den Scolex darstellt, an dessen Bothridien Gewebsstücke des Wirtstieres zu haften scheinen, von der der Autor aber sagt: Head of an alcoholic specimen with the thin faces of the bothria protruding.

Vorder- und Hinterende erscheinen bei den geschüttelten Sublimatexemplaren verhältnismäßig spitz zulaufend, bei den nicht geschüttelten Formolexemplaren dagegen beinahe kuppenförmig abgerundet. Das Vorderende ist überall an der Trennungsfläche völlig vernarbt und mit Härchen besetzt, die indes hier niedriger sind als an anderen Stellen des Körpers.

Das Hinterende der Proglottis ist in der Regel durch eine dorso-ventral in der Medianebene verlaufende Spalte eingezogen, so daß es zwei, allerdings schwach ausgeprägte Zipfel bildet.

Bei jüngeren Proglottiden, deren Uterus noch nicht mit Eiern erfüllt ist, fällt die größte Ausdehnung in der dritten Dimension, in dorso-ventraler Richtung, ungefähr mit der größten Breite zusammen. Sie ist bedingt durch den Cirrusbeutel. Bei älteren Proglottiden hingegen erscheint die Stelle mit der größten Dickenausdehnung etwas weiter nach hinten verschoben, entsprechend dem Umstande, daß der in diesem Falle eierfüllte Uterus die beiden Flächen der Proglottis in dorso-ventraler Richtung aufwölbt.

Die Maße der geschüttelten Exemplare betragen:

Länge: 2·75—3 *mm*, Breite: 0·85—1·05 *mm*.

An der Cuticula (Taf. I, Fig. 2), deren Dicke zwischen 5 und 6 μ schwankt, lassen sich drei Schichten unterscheiden. Die innerste, sich nicht tingierende, glashell und homogen erscheinende Basalmembran; sie ist die dünnste der drei Schichten. Auf sie folgt nach außen eine Schichte von parallelen, mit Eisenhämatoxylin sich lebhaft färbenden Stäbchen, die in ihren eigenen Durchmesser nur selten übertreffenden Abständen stehen. Der Zwischenraum zwischen den einzelnen Stäbchen erscheint von einer Masse erfüllt, die in ihrem Verhalten gegen Färbungen mit der Basalmembran übereinstimmt. Am äußeren Ende jener Stäbchen sitzen gleich dem Stäbchen selbst tinktionsfähige Knöpfchen, jedem Stäbchen ein Knöpfchen entsprechend, die in normalem Zustand — solange die Cuticula unverletzt ist — so dicht aneinander liegen, daß sie eine zusammenhängende schwarze Linie zu bilden scheinen. Die Dicke dieser Schichte der Cuticula, der mächtigsten, beträgt ungefähr 2·8 μ. An sie schließt sich die letzte Schichte, die aus freien, mit Eisenhämatoxylin sich ebenfalls lebhaft schwärzenden Härchen besteht, und zwar in der Weise, daß ein Härchen immer einem Knöpfchen aufsitzt und so die Verlängerung eines Stäbchens bildet. Die Zahl der Härchen stimmt demnach mit der der Stäbchen überein.

Die stäbchenförmige Struktur der Cuticularhauptschichte tritt hauptsächlich an solchen Exemplaren in Erscheinung, auf die die

Reagentien, wenn man so sagen darf, etwas schärfer eingewirkt haben, so daß man den Eindruck gewinnt, als ob die helle Zwischensubstanz sich vielleicht etwas in ihnen lösen würde. Eine solche Erscheinung würde auch die immer wieder auftauchenden Angaben über Porenkanälchen in der Cuticula der Cestoden wenigstens teilweise erklären, wobei nicht mehr besonders hervorgehoben zu werden braucht, daß es solche im Sinne der älteren Autoren nicht gibt.

Unmittelbar unter der Cuticula liegen hier wie bei den übrigen Cestoden zwei sich rechtwinklig kreuzende Muskelsysteme (Taf. I, Fig. 2), ein äußeres Ringmuskel- und ein inneres Längsmuskelsystem. Wie sonst, so stehen auch hier die kräftigeren Längsfasern in größeren Abständen (von nicht ganz 3 μ) voneinander als die Ringfasern und sind sonach relativ weniger zahlreich.

Die sogenannte „Subcuticularschicht“ tritt uns hier als einschichtiges Epithel entgegen, das aus papillenförmigen, mit ihrer ebenen Basis der Längsmuskulatur zugekehrten Zellen besteht. Ihre größte Höhe beträgt 31 μ, ihre größte Breite 22 μ. Das teils fein granulierte, teils faserig differenzierte Cytoplasma enthält kreisrunde, bis 8·5 μ im Durchmesser haltende Zellkerne, die meist nach innen zu gelegen außer ebenfalls kreisrunden, bis 3 μ im Durchmesser haltenden Kernkörperchen noch kleine Körnchen enthalten, die oft einem deutlichen Gerüst aufgelagert sind. Der Umstand, daß einzelne Zellen mehrere Kerne zu enthalten scheinen, ist wohl auf Verwischung der Zellgrenzen zurückzuführen. Übrigens sind die Zellgrenzen auch an Schnitten von jüngeren Proglottiden nicht immer deutlich zu sehen; an Schnitten von älteren Proglottiden dagegen lassen sich die Zellumrisse überhaupt nicht verfolgen. Die Subcuticularschicht macht hier den Eindruck von mit Hohlräumen verschiedener Größe reichlich durchsetztem Bindegewebe mit deutlichen Kernen. Zwischen den Epithelzellen der Subcuticularschicht findet sich jedoch noch eine zweite Art von Zellen, die Myoblasten der Hautmuskulatur: spindelförmige Zellen von 8·5—10 μ Länge und 5·5 μ Breite, die meist so gelagert sind, daß ihre Längsachse senkrecht zur Cuticula steht. Diese mit Eisenhämatoxylin lebhaft sich schwärzenden Zellen, die deutliche Zellkerne und ebensolche Nucleoli, beide von kreisrunder Gestalt, erkennen lassen, stehen mit feinen Plasmasträngen untereinander in Verbindung und scheinen bisweilen mittelst eines von ihrem inneren Ende auslaufenden Fortsatzes mit dem Nervenhauptstrange in Verbindung zu stehen; endlich entsenden sie auch noch von ihrem der

Cuticula zugewendeten Ende gegen diese Fasern, die sich oft gabelförmig teilen.

Parenchym. Das Körperinnere erscheint, soweit es nicht von anderen Organen in Anspruch genommen wird, von Parenchym erfüllt, das häufig maschenbildend auftritt, die einzelnen Organe in ihrer Lage fixiert und sich um einzelne, wie um die Nervenhauptstränge und die Hauptstämme des Wassergefäßsystems, zu einer förmlichen Scheide verdichtet. An den jüngeren der untersuchten Proglottiden erscheint es stellenweise noch ziemlich dicht, während es bei den älteren stark zurückgebildet ist. Seine Zellkerne sind kreisrund und besitzen gleichgestaltete, kleine Kernkörperchen.

Innere Muskulatur. Es sind sowohl Längs- wie auch Quer- und Dorsoventralmuskel vorhanden, wobei den ersteren auch solche Muskelfasern zuzuzählen sind, die mit der Longitudinalachse der Proglottis einen spitzen Winkel einschließen. Dichotome Anastomosen kommen an Quermuskeln relativ häufig vor. Den einzelnen Muskeln — bündelweise scheinen sie hier nirgends aufzutreten — liegen ihre Myoblasten, kleine, stumpfspindel- bis eiförmige, mit Eisenhämatoxylin gleich den Fasern selbst sich lebhaft tingierende Körperchen, eng an, und zwar fast ausschließlich in der Weise, daß ihre Längsachse mit der Richtung der Muskelfaser übereinstimmt.

Nervensystem. Auf jeder Seite der Proglottis liegt ein Hauptstrang des Nervensystems, der ungefähr die Grenze des Dotterfeldes gegen die Subcuticularschicht bildet, wenn auch einzelne Dotterfollikel noch außerhalb dieses Nervenstranges gelegen sind. Der Nervenstrang verläuft daher nahezu parallel zur Körperwand, der er allerdings an einzelnen Stellen näherkommt, wie im vordersten Teile der Proglottis, wo die Subcuticularschichte niedriger ist. Die Nervenstränge verlaufen etwas dorsal von der dorsoventralen Mittelebene der Proglottis und überkreuzen demgemäß auch Cirrusbeutel und Vagina nicht weit von ihrer Mündung dorsal. Unmittelbar hinter dem Vorderende der Proglottis erscheinen die Nervenstränge, die hier einen Durchmesser von 8·5 μ aufweisen, am mächtigsten ausgebildet. Von dieser Stelle an verjüngt sich der Nervenstrang sowohl nach vorn wie auch nach hinten, so daß er in der Mitte der Proglottis einen Durchmesser von nur etwa 3 μ aufweist. Ganz nahe dem Vorderende der Proglottis schlängelt sich der hier sehr dünne Nervenstrang — der im übrigen Teil der Proglottis nur in dorsoventraler Richtung gewellt erscheint — auch stark seitlich und verliert sich sodann in der Subcuticularschicht. Auch nach dem Hinterende zu erscheinen die dorsal von der Exkretionsblase (s. unten)

gelegenen Nervenstränge sehr verjüngt und sich in einzelne Fasern aufzulösen, die in der Subcuticularschicht verlaufen.

Eine Kommissur zwischen beiden Strängen war nirgends nachzuweisen.

Der Nervenstrang selbst zeigt parallele Fasern, umgeben von einer gemeinsamen, dicht parenchymatösen Hülle, deren kleine Kerne sich wohl unterscheiden lassen. Einzelne dieser Fasern scheinen die gemeinsame Hülle zu durchbrechen und die spindelförmigen, in der Subcuticularschicht gelegenen Myoblasten der Hautmuskulatur zu innervieren.

Exkretionssystem. Die beiden großen Hauptstämme des Exkretionssystems verlaufen, wie aus Schnitten jeder Richtung klar ersichtlich ist, ventral, so daß der eine, der auf der Seite des Genitalatriums gelegen ist, Cirrusbeutel und Vagina ventral überkreuzt. Im allgemeinen kann man sie als Grenzen des Hodenfeldes und des Dotterstockes bezeichnen, wenn auch einzelne Dotterfollikel noch innerhalb der Exkretionshauptstämme zu liegen kommen. Der Verlauf der beiden Hauptstämme ist demnach ungefähr parallel zu den Rändern der Proglottis und um so mehr gewellt, je dünner ein Stamm wird.

Am Hinterende der Proglottis vereinigen sich die beiden großen Hauptstämme und bilden eine blasenförmige Anschwellung, die, ebenfalls ventral gelegen, in der Medianlinie zwischen den beiden, oben erwähnten, allerdings nicht immer scharf ausgeprägten Zipfeln ausmündet. Auch unmittelbar vor dieser Vereinigung erweitern sich die beiden Hauptstämme oft blasenförmig, nehmen aber nach vorn zu an Durchmesser ab. Während sie nämlich in der Mitte der Proglottis ein Lumen von 17 μ aufweisen, verengen sie sich etwa an der Grenze des ersten und zweiten Viertels der Proglottis plötzlich und verlaufen, nunmehr nur 3 μ breit, den Dotterfollikeln sich anschmiegend und daher stark geschlängelt.

Am Ende des vordersten Achtels etwa erweitern sie sich wieder plötzlich, indem sie hier ein Lumen von etwa 8·5 μ aufweisen. In diesem vordersten, noch genau erkennbaren Teile steigen sie auch etwas dorsal an, so daß jene Erweiterungen beinahe in die Mitte der Dicke der Proglottis zu liegen kommen.

Ungefähr ebenso weit von der Medianlinie wie die großen Exkretionsgefäße, also ebenfalls an der Innengrenze der Dotterregion, nur dorsal, sind die kleinen Exkretionsgefäße gelegen. Von weit engerem Lumen als jene, verlaufen sie den Dotterfollikeln meist eng anliegend und daher sehr gewunden. Ihr geringes Lumen

sowie ihre dünnen Wandungen machen sie nicht nur schwer auffindbar, sondern bedingen auch Verwechslungen mit den oft gleich großen Ausführungsgängen des Dotterstockes, die sich auch in jener Region finden.

Ob diese kleinen Exkretionsgefäße im vordersten Teile der Proglottis mit den ventralen Gefäßen kommunizieren, ließ sich auch hier nicht nachweisen, obwohl es durch einige Schnittbilder sehr wahrscheinlich gemacht wird. Auch eine Kommunikation mit der am Hinterende der Proglottis gelegenen „Schwanzblase" ließ sich nicht nachweisen, was aber wohl von nicht zu großer Bedeutung ist, da der Umstand, daß auch Wimperflammen nicht auffindbar waren, darauf hinzuweisen scheint, daß das Exkretionssystem der freien Proglottiden sich bereits in einem vorgeschrittenen Stadium der Rückbildung — ähnlich wie das Parenchym — befindet. Das Lumen der Exkretionsgefäße wird von einer dünnen Cuticula ausgekleidet, dem Ausscheidungsprodukt einer darunter liegenden, undeutlich granulierten Plasmaschicht, die wohl deutliche, 4—5 μ im Durchmesser haltende, kreisrunde Kerne mit lebhaft sich färbenden Nukleoli, aber keine Zellgrenzen erkennen läßt.

Durch kräftige Parenchymstränge, die sich, mitunter förmliche Scheiden bildend, um die Exkretionsstämme verdichten, werden diese in ihrer Lage fixiert.

Genitalorgane. Wie die überwiegende Mehrzahl der Cestoden überhaupt, so zeichnet sich auch die Art, der die vorliegenden Proglottiden angehören, durch Protandrie aus, die hier jedoch nicht besonders ausgeprägt erscheint: die männlichen Gonaden eilen den weiblichen in der Entwicklung nur wenig voran. Zur Zeit der männlichen Reife sind die Proglottiden bereits frei.

Hoden (Taf. I, Fig. 1). Die Zahl der Hodenbläschen unterliegt beträchtlichen Schwankungen, wie daraus hervorgeht, daß ich bei etwa einem Dutzend untersuchter Proglottiden als Grenzwerte ungefähr 80 und 150 fand. Die durchschnittliche Anzahl dürfte 120 etwas übersteigen.

Charakteristisch für diese Art scheint die Lagerung der Hoden zu sein. Das von den Hoden eingenommene Gebiet wird beiderseits durch die Exkretionshauptstämme und nach hinten auf der einen Seite durch die Vagina, in der Mitte durch das Vas deferens und auf der anderen Seite durch eine mit dem Hinterrande des vorderen Teiles des Cirrusbeutels auf gleicher Höhe gedachte Linie begrenzt, reicht also auf dieser Seite weiter nach hinten als auf der Cirrusbeutelseite. Wie die ganze hintere Hälfte, so ist auch der vorderste

Teil der Proglottis von Hoden frei. Sie reichen hier seitlich zwar weiter nach vorn als in der Mitte, jedoch noch immer nicht so weit wie der Dotterstock.

Der größte Teil der Hodenbläschen hat entschieden dorsale Lage, indem er knapp an der dorsalen Subcuticularschicht gelegen ist.

Die Hauptmasse liegt in einer einfachen Schicht: nur hie und da kommt es vor, wie sich auf dorsoventral geführten Schnitten zeigt, daß zwei, ausnahmsweise sogar drei Hodenbläschen übereinander und die untersten dann natürlich ventral liegen. Es macht dies dann aber entschieden den Eindruck, als ob die ventral gelegenen Hodenbläschen erst sekundär, infolge Raummangels, aus der ursprünglichen, dorsalen Lage verdrängt worden wären.

Der Gestalt nach sind die Hodenbläschen ellipsoid: die dorsoventrale Achse ist die größte, die Querachse die kleinste, letztere indes oft auch nahezu gleich der Längsachse, so daß dann ein solches Hodenbläschen am Flächenschnitt wie am Totopräparat annähernd kreisrund erscheint.

Jedes Hodenbläschen erscheint von einer sehr feinen, strukturlosen Membran umhüllt, an der sich Zellkerne nicht nachweisen ließen. Der Inhalt eines Hodenbläschens besteht aus verhältnismäßig großen, der Umhüllungsmembran epithelartig anliegenden Zellen sowie aus kleineren Zellen, die sich in Häufchen angeordnet finden. In reifen Proglottiden, d. h. in solchen, deren Uterus seine definitive Größe und Gestalt erreicht hat und mit Eiern erfüllt ist, besteht der Inhalt der Hodenbläschen oft nur mehr aus einer geringen Anzahl von Samenkörperchen.

V a s a e f f e r e n t i a (Taf. I, Fig. 3). Die Vasa efferentia sind dünne Gefäße und entspringen an der Dorsalseite eines jeden Hodenbläschens, oft unmittelbar der Subcuticularschicht anliegend, anastomosieren mitunter während ihres Verlaufes und vereinigen sich in der Regel dichotomisch mit der allgemeinen, wenn auch nicht in jedem Fall gewahrten Tendenz, nach hinten zu ziehen.

Hier, an der hinteren Grenze des Hodenfeldes, bilden sie zwei ebenfalls dorsal gelegene Hauptstämme, einen rechten und einen linken. Diese vereinigen sich an einer von der Medianebene etwas nach der den Genitalmündungen gegenüberliegenden Seite verschobenen Stelle und bilden damit den Beginn des Vas deferens.

Von den Ausführungsgängen der Dotterfollikel, mit denen die Vasa efferentia allenfalls verwechselt werden könnten, unterscheiden sie sich durch scharfe Konturen sowie auch dadurch, daß sie merklich dünner sind als jene und daß in ihren Wandungen

deutliche Zellkerne liegen. Eine weitere Struktur lassen sie indes nicht erkennen.

Das Vas deferens (Taf. I, Fig. 1, 3), ein wirres Knäuel von Schlingen, liegt ungefähr im Zentrum der Proglottis vor dem Uterus und nimmt einen annähernd dreieckigen Raum ein, an dessen einer seitlichen Spitze es die beiden Hauptstämme der Vasa efferentia aufnimmt, während es an der gegenüberliegenden in den Cirrusbeutel eintritt; die dritte Ecke ist dem Vorderende der Proglottis zugewendet.

In dorsoventraler Richtung erstrecken sich seine Schlingen von der ventralen Subcuticularschicht bis zur dorsalen.

In seinem ganzen Verlauf weist es keine merklichen Erweiterungen des Lumens auf. Bei reifen Proglottiden erscheint das Vas deferens durch die Ausbildung des Uterus insofern in Mitleidenschaft gezogen, als es durch diesen von seiner ursprünglichen Lage nach vorn gedrängt wird.

Die Wandung des Vas deferens besteht aus einem einfachen Plattenepithel, dessen Bau besonders bei jüngeren Proglottiden gut zu sehen ist. Indes sind auch bei Gliedern mit eierfülltem, vollständig ausgebildetem Uterus die Zellkerne noch deutlich.

Dort, wo die beiden Hauptstämme der Vasa efferentia — unmittelbar an der dorsalen Subcuticularschicht — sich vereinigen, am Beginne der Vas deferens also, weist dieses folgende Struktur auf: es ist hier von zahlreichen, mehr minder flaschenförmigen Zellen mit großen, runden Kernen, die kleine, aber deutlich unterscheidbare, ebenfalls runde Kernkörperchen aufweisen, dicht bedeckt. Diese Zellen liegen, allerdings in weit geringerer Zahl, bereits auch dem letzten Endabschnitte der Vasa efferentia-Hauptstämme an (Taf. I, Fig. 3).

Da indes jener der Struktur nach vom übrigen Teil des Vas deferens so abweichende Beginn desselben über kein weiteres Lumen verfügt, erscheint es untunlich, ihn etwa als Samenreservoir abzutrennen.

Was den Charakter jener Zellen anbelangt, so kann es, obwohl mein Bemühen, die Wand des Vas deferens respektive der Vasa efferentia-Hauptstämme durchsetzende Ausführungsgänge nachzuweisen, an der Kleinheit des Objektes scheiterte, kaum einem Zweifel unterliegen, daß es sich hier um als Prostata funktionierende einzellige Drüsen handelt.

Solche Gebilde sind wiederholt beschrieben worden. M. Braun (4, pag. 1407) sagt über sie zwar:

„Im Anschluß an die Struktur des Vas deferens sei gleich erwähnt, daß besonders neuere Autoren um den ganzen oder um einen Teil des Samenleiters einen einschichtigen Belag von meist flaschenförmigen Zellen finden. Diese Bildungen sehen einzelligen Drüsen sehr ähnlich und werden mit mehr oder weniger Bestimmtheit auch als solche betrachtet. Sie gehen dann als Prostatadrüsen. Wir kennen diese Zellen z. B. durch Zschokke (Recherches sur la structure anatomique et histiologique des cestodes. Genève 1888) von *Taenia transversaria* Kr., *T. expansa* Rud., *Calliobothrium coronatum* Dies., wo sogar die stärksten in den Samenleiter einmündenden Vasa efferentia mit flaschenförmigen Zellen bedeckt sind, ferner von . . . Ein sicherer Beweis, daß diese so häufig beobachteten Zellen Drüsenzellen sind, ist jedoch nicht erbracht, da — soviel ich sehe — keiner der genannten Autoren Ausmündungsstellen in der Membran des Vas deferens gesehen hat, keiner solche auch abbildet. Es ist mir deshalb mit Rücksicht auf die Anschauungen Blochmanns über die Natur und das Verhalten der sogenannten Subcuticularzellen der Cestoden wahrscheinlich, daß wir es hier — wie übrigens z. B. auch bei der Vagina — ebenfalls mit Matrixzellen der die Wand des Vas deferens bildenden Cuticula zu tun haben, die wie die peripheren Subcuticularzellen durch Einsenken in das Parenchym ihre epitheliale Anordnung aufgegeben haben.“

Was die erste der oben mitgeteilten Ansichten, „daß keiner der genannten Autoren Ausmündungsstellen gesehen hat, keiner auch solche abbildet“, anbelangt, so muß hervorgehoben werden, daß Zschokke in seinem oben genannten Werk (pag. 189) über die Struktur des Vas deferens von *Calliobothrium coronatum* Dies. sich folgendermaßen ausläßt:

„Très remarquable est une couche de cellules continue qui enveloppe tout le canal déférent et même le plus forts troncs efférents. Elle prend son plus grand développement autour de la partie terminale du vas deferens. Elle est composée des grosses cellules rondes, munies chacune d'un long et mince canal excréteur qui perce les parois du vas deferens. Le protoplasme de ces éléments est granuleux, leur grands noyaux se colorent facilement et renferment un nucleole distinct. Ce sont probablement de cellules prostatiques (comme chez certains Teniàs) (Fig. 69).“

Die zitierte Figur (69) zeigt eine klare, wenn auch wohl schematisierte Zeichnung, aus der ebenfalls hervorgeht, daß Zschokke Ausführungsgänge jener Zellen, welche die Wandung des Vas deferens durchsetzen, gesehen hat.

Auch die zweite Ansicht Brauns, daß „wir es hier mit Matrixzellen der die Wand des Vas deferens bildenden Cuticula zu tun haben“, dürfte sich kaum bestätigen.

Der vorliegende Fall unterscheidet sich von dem von *Calliobothrium coronatum* Dies. gebotenen schon insoferne, als hier nur der Beginn, nicht wie *Calliobothrium coronatum* Dies. das ganze Vas deferens mit jenen flaschenförmigen Zellen besetzt ist. Es wäre also in unserem Falle schon deshalb nicht angezeigt, jene als Matrixzellen der cuticularen Wand anzusprechen, da ja diese doch nicht an einem kurzen Stück so auffällig gehäuft sein können, um dann im ganzen weiteren Verlauf des hier sehr langen Vas deferens nicht mehr vorzukommen. Vor allem aber ist ja hier der epitheliale Aufbau der Vas deferens-Wand recht gut zu sehen.

Erwähnenswert wäre schließlich noch, daß das Vas deferens fast immer mit Spermatozoen dicht erfüllt ist.

Der länglich-walzenförmige Cirrusbeutel (Taf. I, Fig. 1, 4, 5), der den letzten Abschnitt der männlichen Leitungsgänge, den Cirrus, umschließt, steht mit seinem äußerem Teile senkrecht zu dem Außenrand der Proglottis, an dem der Cirrus mündet, während sein innerer Abschnitt etwas ventral und zugleich auch nach vorn gerichtet ist, so daß der ganze Cirrusbeutel in normalem Zustand leicht gekrümmt erscheint.

Bei reifen Proglottiden wird sein innerer Teil durch den vollkommen entwickelten Uterus noch weiter nach vorn gedrängt. Am Querschnitt erscheint der Außenabschnitt des Cirrusbeutels mehr minder kreisförmig, mit unregelmäßigen, zum Teil eckigen Konturen; in der inneren Hälfte nähert sich sein Querschnitt etwas der quadratischen Form. Hier ist der Durchmesser des Cirrusbeutels auch am größten, da in diesem Teil mehrere Schlingen des Cirrus übereinander liegen.

Die Cirrusbeutelwand scheint außer einem sehr dünnen Plattenepithel ausschließlich aus feiner Ringmuskulatur zu bestehen. Längsmuskeln sind nicht zu sehen.

Der Raum zwischen Cirrusbeutelwand und Cirrus wird von reichlich entwickeltem, lockerem Parenchym eingenommen, das den Cirrus einerseits in seiner Lage fixiert, andrerseits ihm aber auch die notwendige Beweglichkeit sichert. Auch in diesem Parenchym finden sich — allerdings spärlich, am zahlreichsten noch am äußeren Ende des Cirrusbeutels — Muskelfasern. Sie verbinden die Wand des Cirrusbeutels mit der des Cirrus.

Der Cirrus (Taf. I, Fig. 1, 4, 5), der wohl bei sämtlichen Tetraphylliden marginal mündet, liegt im Parenchym des Cirrus-

beutels eingebettet. Sein äußerster Teil, etwa ein Drittel der Länge des Cirrusbeutels, ist gerade und dieser Teil besitzt auch die größte Lichtung. Der übrige Teil des Cirrus, welcher diesen Außenabschnitt mit dem Vas deferens verbindet, liegt schlingenförmig im inneren Teil des Cirrusbeutels.

Die das Lumen des Cirrus auskleidende, strukturlose, cuticulare Membran ist die direkte Fortsetzung der Cuticula, welche das Atrium genitale auskleidet, sowie auch überhaupt das Integument der Proglottis bildet.

An der Mündung des männlichen Leitungsganges beim eingestülpten, also an der Basis des ausgestülpten Cirrus, hat die Cuticula an der ganzen Proglottis die stärkste Ausbildung, während sie nach innen hin sich zusehends verdünnt. Die Cuticula des Cirrus ist größtenteils mit Härchen besetzt; nur der äußerste Abschnitt, wo sie so mächtig entwickelt ist, ist nackt. Die gegen das Lumen des Cirrus gerichteten Härchen sind aber nicht durchwegs gleich: in der äußeren Hälfte des Cirrus sind sie — den äußersten, überhaupt härchenlosen Teil natürlich ausgenommen — lang und dünn und stehen dicht aneinander, in der inneren Hälfte sind sie dagegen viel kürzer, merklich dicker und viel lockerer angeordnet. Nach außen folgt auf die cuticulare Membran eine Ringmuskelschichte und auf diese eine erheblich schwächer ausgebildete Längsmuskelschichte. Letztere ist von zahlreichen dicht aneinander stehenden Zellen umgeben, welche die spindelförmige Gestalt von Drüsenzellen besitzen, jedoch mit Rücksicht darauf, daß Ausführungsgänge nicht sichtbar sind, sowie mit Rücksicht auf ihre gleichmäßige Anordnung wohl ausschließlich Subcuticularzellen sind.

Einzelne Zellen sind auch etwas tiefer ins Parenchym des Cirrusbeutels gerückt und diese dürften als Myoblasten anzusprechen sein. Am zahlreichsten finden sich diese Myoblasten am Außenabschnitte des Cirrus, so daß dieser besonders im Falle der Ausstülpung auf Totopräparaten ganz eigentümlich strukturiert erscheint.

Keimstock (Taf. I, Fig. 1, 6). Das je nach dem Kontraktionszustande der einzelnen Partien der Proglottis am Beginne des letzten Drittels oder Viertels derselben gelegene Ovarium besteht wie gewöhnlich aus zwei schmetterlingsflügelförmigen Seitenteilen und einem diese verbindenden Mittelstück. Es ist relativ kleiner und kompakter als sonst bei Tetraphylliden und liegt hier gerade hinter dem Uterus.

Jeder Seitenteil besteht aus einer größeren Anzahl von nach allen Richtungen auseinanderstrahlenden, am Grunde miteinander

verschmolzenen Schläuchen. Die größte Ausdehnung hat der Keimstock in longitudinaler Richtung, die geringste in dorsoventraler, obwohl auch hier seine Schläuche sich bis zu beiden Subcuticularschichten erstrecken.

Das Mittelstück liegt etwas ventral.

Das ganze Ovarium ist von einer sehr feinen, strukturlos erscheinenden Membran umhüllt. Die Gestalt der (nebenkernlosen) Keimzellen richtet sich nach ihrer Lage: die der Ovarialmembran epithelartig angelagerten sind abgeplattet, die mehr frei liegenden rundlich. Die gegen das Mittelstück gelegenen Keimzellen sind auch bedeutend größer, von beinahe dem doppelten Radius wie die an der Ovarialwand gelegenen.

Der Keimleiter (Taf. I, Fig. 6) entspringt am Hinterrande des hier einen Zipfel bildenden Ovarialmittelstückes; gleich an seinem Beginne vom muskulösen Eischluckapparat umgeben, steigt er dann zunächst etwas ventral nach hinten ab und kehrt hierauf mit einem dorsal gerichtetem Halbbogen nach vorn zurück, um sich dorsal von seinem Ursprungspunkte mit dem merklich dünneren, vom Receptaculum seminis kommenden Canalis seminalis zu vereinigen. Nun abermals nach hinten laufend, tritt er nach einem zweiten, kleinen, leicht dorsal gewölbten Bogen in die Schalendrüse ein — knapp vor dem Eintritt in die Schalendrüse nimmt er den unpaaren Dottergang auf —, die er in dorsoventraler Richtung mit einer merklichen Tendenz nach vorn durchsetzt. Am dorsalen Schalendrüsenrand wird er dann durch den Uteringang fortgesetzt.

Im ganzen hält der Keimleiter die Medianlinie der Proglottis ein. In der Dicke wechselt er merklich; am dicksten erscheint er am Scheitel des ersten Halbbogens, am dünnsten während seines Verlaufes in der Schalendrüse. Der Canalis seminalis und der unpaare Dottergang münden stets an den entgegengesetzten Seiten des Keimleiters — der eine rechts, der andere links — in diesen.

Die Wand des Keimleiters besteht aus einer dünnen, homogenen Membran und zwei Zellschichten, von denen eine jener Membran außen anliegt, während die andere das Lumen des Keimleiters auskleidet. Die äußere Zellschicht besteht aus stark abgeflachten Zellen mit großen Kernen; die Zellgrenzen sind nur an den jüngeren der geschlechtsreifen Proglottiden noch zu unterscheiden.

Dasselbe ist auch beim inneren Epithel der Fall, das aus am Längsschnitt des Keimleiters ungefähr quadratisch erscheinenden Zellen besteht; auch diese Zellen weisen große Zellkerne mit sehr großen Kernkörperchen auf.

Sie zeigen auf Schnitten, welche den Keimleiter der Länge nach treffen, ein eigentümlich gekammertes Aussehen, das wohl nur so zu erklären ist, wie dies LUTHER (13, pag. 117) bezüglich derselben Erscheinung am homologen Organ von *Mesostomum lingua* (von dem auch im zitierten Werk, Taf. 5, Fig. 33, eine treffliche Abbildung gegeben ist) getan hat: „Das Bild gewinnt dadurch noch an Eigentümlichkeit, daß von der ziemlich starken Basalmembran, die das Organ umgibt, plattenartige Fortsätze zwischen die Zellen hineinragen, so daß das Bild einer scharfen Kammerung entsteht.“ Härchenartige Bildungen, die das Keimleiterlumen auskleiden würden, wie dies vielfach beschrieben, auch abgebildet wird (so auch von H. M. BENEDICT, 3, pag. 353 u. Taf. XVI, Fig. 6), sind bei unserer Form nicht vorhanden.

Die Struktur des von der Schalendrüse umschlossenen Teiles des Keimleiters unterscheidet sich von dem bisher Erwähnten dadurch, daß die Zellen der äußeren Schicht nicht abgeplattet sind, sowie auch dadurch, daß die Zellen des inneren Epithels viel enger aneinander liegen.

Der Teil von der Einmündung des Canalis seminalis bis zur Schalendrüse unterscheidet sich weder in Struktur noch im Durchmesser von dem Teil, der den Keimleiterbeginn mit der Einmündungsstelle des Canalis seminalis verbindet, wohl aber vom Canalis seminalis in beiden Punkten nicht unmerklich, so daß er zweifellos dem Keimleiter, nicht aber dem Canalis seminalis zuzuzählen ist.

Der Eischluckapparat, Sphincter ovaricus oder Oocapt (Taf. I, Fig. 6), ein muskulöses Gebilde, das den Ursprung des Keimleiters umgibt, liegt zwar dorsal vom Dotterreservoir, hat aber selbst noch ventrale Lage.

Seiner Form nach entspricht er einer mehr minder abgeplatteten Kugel, deren Lumen eben das des Keimleiters ist, daher von dorsal-vorn nach ventral-hinten gerichtet ist. Es ist auch nicht gleich breit, sondern am Beginn wie auch besonders vor seinem Ende erweitert oder mit anderen Worten: in seiner Mitte durch die hier vorspringenden Innenwände des Eischluckapparates verengt.

Die Fortsetzung der Ovarialmembran kleidet das Lumen des Eischluckapparates aus; sie weist winzige Härchen in geringer Zahl auf (Taf. I, Fig. 6). Der diese Membran umgebende Muskelbelag, dem der Eischluckapparat seine Gestalt hauptsächlich verdankt, da er seine Hauptmasse bildet, entspricht der Lage nach der äußeren Zellschichte des Keimleiters. Ringmuskulatur ist in ihm sicherlich vorhanden, Radiärmuskulatur höchst wahrscheinlich. Auch die drüsen-

artigen, langstieligen Zellen, welche diesem Muskelbelag, besonders zahlreich in dessen hinteren Partien anliegen, sind wohl durchgängig Myoblasten, und zwar aus mehreren Gründen: Ausführungsgänge, welche ihren drüsigen Charakter klarlegen würden, sind nicht sichtbar; andrerseits finden sich in der Muskelschicht des Eischluckapparates keine Muskelbildungszellen, so daß notwendigerweise zum mindesten ein Teil der ihr anliegenden Zellen Myoblasten sein müssen, falls diese — was besonders bei den jüngeren der untersuchten Proglottiden ganz unwahrscheinlich ist — nicht überhaupt zurückgebildet sind. Außerdem weisen sämtliche, außen anliegende Zellen sowohl in ihrer Gestalt wie auch in ihrem Verhalten gegen verschiedene Färbemethoden gleiches Verhalten auf.

Am distalen Ende des Eischluckapparates — zugleich am Eingang in den eigentlichen Keimleiter — ist sein Lumen verengt durch mehrere wulstförmig vorspringende Zellen, die sich lebhaft tingieren und dem inneren Epithel des Keimleiters entsprechen (Taf. I, Fig. 6). Von dort, wo diese Zellen an den Eischluckapparat grenzen, gehen hauptsächlich die wohl als Radiärmuskeln zu deutenden Fasern aus.

Es ist wohl wahrscheinlich, daß diese Zellen, die ja seitlich von der Muskulatur des Eischluckapparates umschlossen sind, als Klappen fungieren, um das Zurückströmen einmal im Keimleiter befindlicher Eizellen zu verhüten.

Die Vagina (Taf. I, Fig. 1, 4—8) mündet im marginal gelegenen Genitalatrium, unmittelbar vor der Cirrusmündung, zieht dann ventral absteigend und den Beginn des Cirrusbeutels oder das Ende des Vas deferens ventral überkreuzend, gerade bis zur Medianebene der Proglottis oder etwas über dieselbe hinaus, biegt hier rechtwinkelig um und steigt dann nach hinten, die Medianebene so ziemlich innehaltend, wieder etwas dorsal an, um später in das Receptaculum seminis, ihren Endteil, überzugehen. Bei völlig gereiften Proglottiden ruft der Uterus einige Veränderungen in Bezug auf den Verlauf des Vaginaltraktus hervor: der vor der Uterusanlage befindliche Teil wird weiter nach vorn, der diesen bis zum Receptaculum seminis fortsetzende etwas seitlich von der Medianlinie abgedrängt. In diesem letzteren Fall erscheint die hier dorsal, aber ventral vom Uteringang, dem dorsalsten aller Gänge, verlaufende Vagina streckenweise in seichte Falten der Uterinwand eingesenkt.

Die Vaginalmündung liegt unmittelbar vor dem Außenabschnitte des Cirrus, diesen in normalem Zustande ungefähr halbmondförmig

umfassend. Nach einer kurzen vorübergehenden Verengung erweitert sich die Vagina beträchtlich und behält dann diese Lichtung ziemlich unverändert, bis sie sich zum zweiten Male verengt, um dann in das etwa keulenförmige Receptaculum seminis überzugehen, das, auch wenn der bisherige Teil der Vagina durch den entwickelten Uterus aus der Medianebene verdrängt ist, diese zumindest in seinem dicksten Endteile doch wieder einhält. Um die erste Verengung der Vagina, bald hinter ihrem Beginn, liegt ein kräftiger, aus dicken Ringsmuskelfasern bestehender Sphincter vaginae, der mächtigste Muskel der ganzen Proglottis.

In den Anfang der Vagina reicht die das Atrium genitale auskleidende Cuticula, die weiterhin von einem zarten Epithel vertreten wird.

Besonders stark ist die Cuticula in dem verengten, vom Sphincter vaginae umgebenen Teil entwickelt; hier bildet sie, wie sich auf Schnitten, welche diesen Teil der Vaginalregion quer treffen, zeigt, vorspringende Wülste von bis 6 μ Höhe bei Proglottiden mit eierfülltem Uterus, während sie bei jüngeren Gliedern beträchtlich niedriger sind. Die Wülste entsprechen gegenüberliegenden Vertiefungen zwischen Wülsten, so daß sie bei Kontraktion des Sphincter vaginae die Vagina hermetisch verschließen dürften (Taf. I, Fig. 4).

Das das Vaginallumen weiterhin auskleidende Epithel trägt nach innen gerichtete Härchen. Der Anfangsteil der Vagina ist ganz frei von ihnen; sie beginnen erst dort, wo die Vagina rechtwinkelig nach hinten biegt, zunächst niedrig, aber so dicht, daß sie förmlich einen geschlossenen Saum bilden.

Nach hinten nehmen sie später rasch an Höhe zu und sind dort am höchsten, wo die Vagina sich verengt und ins Receptaculum seminis übergeht, so gleichsam eine Grenze zwischen beiden bildend und das hier an sich schon enge Lumen noch mehr verengend: zweifellos ist dies — wie wahrscheinlich auch die eben erwähnte, in der Gegend des Sphincter vaginae vorhandene, mächtige wulstbildende Entwicklung der Cuticula — eine Vorrichtung, welche das Zurückströmen einmal eingeführten Samens verhindern soll.

Um die das Lumen begrenzende Schicht, die Cuticula und später das sie fortsetzende Epithel, liegt eine dünne Schicht feiner Längsmuskelfasern. Ringsmuskulatur ließ sich nicht nachweisen.

Die Muskelschicht endlich steht nach außen mit einer lockeren Lage großer Zellen in Verbindung, die nach ihrer aus Schnitten

von jüngeren Proglottiden ersichtlichen Entwicklung nur als Myoblasten aufgefaßt werden können.

Das Receptaculum seminis erscheint in Bezug auf seine Struktur insoferne verschieden, als Muskelfasern äußerst spärlich vorkommen und das innere, lumenauskleidende Epithel wohl entwickelt und bedeutend höher ist als im übrigen Teil der Vagina und niedrige Härchen in lockerer Verteilung trägt. Die äußere epithelartige Myoblastenschichte fehlt stellenweise ganz und enthält, wo sie vorhanden, noch weniger und noch niedrigere Zellen als die homologe, die eigentliche Vagina umgebende Schichte.

Der Canalis seminalis (Taf. I, Fig. 6) entspringt am Hinterende des Receptaculum seminis als dünner Kanal, der nach kurzem, meist etwas gewelltem Verlauf, während dessen er sich auch etwas erweitert, in den Keimleiter mündet.

Diesem steht er in seiner Struktur sehr nahe und unterscheidet sich hauptsächlich dadurch, daß das innere Epithel aus verhältnismäßig weniger Zellen besteht und nicht jene Kammerbildung wie der entsprechende Teil des Keimleiters aufweist; doch trägt es ebensowenig Härchen wie das das Keimleiterlumen begrenzende Epithel.

Unter sämtlichen Genitalorganen ist der Dotterstock (Taf. I, Fig. 1 und 8) das bei weitem umfangreichste. Unweit des Vorderendes der Proglottis beginnend, durchziehen die beiden Dotterstockhälften die Proglottis der ganzen Länge nach und enden hinten zu beiden Seiten der von den Hauptstämmen des Exkretionssystems gebildeten, blasenförmigen Erweiterung. Hier nähern sie sich während ihres ganzen Verlaufes am meisten, da im übrigen Teil der Proglottis die dotterstockfreien medianen Partien die beiden Hälften voneinander trennen.

In der Rindenschicht und hart an der Subcuticularschicht gelegen, bildet die Hauptmasse einer Dotterstockhälfte eine am Querschnitt der Proglottis ungefähr halbkreisförmig erscheinende Rinne (Taf. I, Fig. 8). Einzelne Dotterfollikel sind indes auch tiefer gerückt und liegen dann in der Sehne jenes Halbkreises. Die Zahl der Dotterstockfollikel und damit die Breite der Dotterstockhälften ist in der Mitte der Proglottis am größten und nimmt nach vorn und hinten ab.

Die Ausführungsgänge der einzelnen, eine Dotterstockhälfte zusammensetzenden Follikel sind sehr fein und vereinigen sich — ähnlich wie die Vasa efferentia — in der Regel dichotomisch ineinander mündend und dadurch an Zahl sich vermindernd, während ihres Verlaufes oft auch anastomosierend, an der Ventralseite zu je einem

großen Gang, der nun schief nach hinten der Medianlinie zustrebt und sich hier, ventral vom Eischluckapparat, mit dem Hauptgang der gegenüberliegenden Dotterstockhälfte vereinigt und eine blasige Auftreibung, ein Dotterreservoir, bildet, von dem aus dann der unpaare Dottergang dorsalwärts zieht, um sich hier mit dem Keimleiter knapp vor dessen Eintritt in die Schalendrüse zu vereinigen. Die Hauptausführungsgänge des Dotterstockes weisen demnach eine Y-förmige Gestalt auf. Erwähnt sei noch, daß die Ausführungsgänge mit Vorliebe die Hauptstämme des Wassergefäßsystems umschlingen, in ähnlicher Weise wie dies W. C. Curtis (5, pag. 130) von *Crossobothrium laciniatum* Lint. angegeben und bildlich dargestellt hat.

Die im allgemeinen zwischen acinöser und tubulöser Gestalt die Mitte haltenden, in Bezug auf die Größe erheblichen Schwankungen unterworfenen Dotterfollikel sind von einer strukturlosen Tunica propria umhüllt, die sich direkt in die Wandungen der Ausführungsgänge fortsetzt. Die Dotterzellen, der Inhalt der Follikel, liegen in der Mehrzahl der Tunica propria epithelartig an und sind dementsprechend gegeneinander abgeplattet, viereckig oder polygonal.

Letzteres ist auch meist die Form der mehr in der Mitte der Follikel gelegenen Dotterzellen, die nur dann annähernd rund erscheinen, wenn sie allseitig freie Lage haben. Die großen Kerne der Dotterzellen, sowie deren sehr große Kernkörperchen sind immer kreisrund. Das Plasma, namentlich der älteren Dotterzellen, ist von in der Größe wechselnden, aber durchwegs sehr kleinen Dotterkörnchen erfüllt. Die Ausführungsgänge der einzelnen Dotterfollikel unterscheiden sich von den Vasa efferentia hauptsächlich dadurch, daß sie ein meist weiteres Lumen haben und weniger scharf konturiert erscheinen.

Sämtliche Dottergänge stimmen darin überein, daß sie ein feinstreifiges Aussehen aufweisen. Aber nur in den Wänden der größeren lassen sich abgeplattete Kerne, zum Teil noch von Plasmaresten umgeben, unterscheiden. Eine weitere Struktur ist nicht nachweisbar. In den Gängen finden sich oft ganze Dotterzellen.

Schalendrüse (Taf. I, Fig. 1 u. 6). Unmittelbar hinter der Einmündung des unpaaren Dotterganges in den Keimleiter und um den letzten beinahe gerade in dorsoventraler Richtung verlaufenden Teil des letzteren liegt die Schalendrüse, ein etwa kugelförmiger Komplex von die Schalenmasse liefernden Zellen, welche den Keimleiter radiär umgeben.

Eine sämtliche Drüsenzellen umhüllende Membran ist nicht vorhanden.

Die einzelnen Drüsenzellen, deren Zahl zwischen 80 und 120 schwanken mag, sind von länglich-keulenförmiger Gestalt. Die Kerne liegen im breiten, äußeren Teile der Zellen.

Uteringang und Uterus (Taf. I, Fig. 1, 6 u. 7). An der Dorsalseite der Schalendrüse wird der Keimleiter durch den Uteringang fortgesetzt, der dann stark dorsal und in der Medianebene — diese hält er auch in völlig gereiften Proglottiden im Gegensatz zur Vagina stets ein — sich nach vorn erstreckt und in den ventral gelegenen Uterus mündet.

Am Ursprung von derselben Weite wie der Keimleiter erweitert er sich, unabhängig von der enthaltenen Eimenge, während seines streckenweise leicht gewellten Verlaufes zusehends, so daß das letzte Stück an der Einmündung in den Uterus tubenförmig aufgetrieben erscheint.

Die Uterusanlage besteht aus mehreren von einem gemeinsamen Zentrum ausstrahlenden faltigen Taschen, die sich allmählich ausdehnen, so daß der entwickelte Uterus einen großen Sack darstellt, dessen größte Achse mit der Längsachse der Proglottis identisch ist.

Die größere Hälfte des Uterus liegt hinter der Einmündung des Uteringanges.

In dorsoventraler Richtung erstreckt sich der reife Uterus, der am Querschnitt annähernd kreisrund erscheint, von einer Subcuticularschicht zur anderen und wölbt so die beiden Flächen in den mittleren Proglottispartien beträchtlich (Taf. I, Fig. 8). Besonders stark preßt er auf die ventrale Subcuticularschicht, so daß es wahrscheinlich wird, daß die Eier den Uterus durch einen hier entstehenden Riß verlassen. Diesem Druck ist es ja jedenfalls auch zuzuschreiben, daß Schnitte durch reife Proglottiden besonders leicht an dieser Stelle reißen.

Präformation einer Uterinöffnung erscheint nirgends angedeutet.

Die Lageveränderungen der übrigen Genitalorgane, welche durch die Entwicklung des Uterus hervorgerufen werden, bestehen hauptsächlich darin, daß die vor ihm liegenden Organe noch weiter nach vorn, die Vagina, die dann auch streckenweise in Einbuchtungen des Uterus eingesenkt ist, seitlich abgedrängt und der Uteringang, soweit er über dem Uterus liegt, gegen die dorsale Subcuticularschichte gepreßt wird.

Je größer das Lumen des Uteringanges ist, desto dünner ist seine Wandung. Diese weist dieselben Schichten wie der Keimleiter

auf, aber in sehr modifizierter Weise: die Zellen der äußeren Schicht stehen viel weiter auseinander und das innere Epithel ist überhaupt nur durch einzelne Zellen vertreten, die streckenweise ganz fehlen und auch jene Kammerbildung vermissen lassen.

Am lockersten sind diese Schichten dort, wo der Uteringang das größte Lumen hat: also an seiner Einmündung in den Uterus.

Auch die Wandung des Uterus erscheint, wie begreiflich, am jungen Uterus viel dicker und die Zellen liegen viel dichter als am ausgebildeten: in ersterem Fall besteht sie bloß aus dichten Zellschichten, die in mehrfacher Lage aneinandergepreßt liegen, in letzterem aus einem einfachen Plattenepithel, in dem sich wohl die Zellkerne, nicht aber die Zellgrenzen unterscheiden lassen, mit einzelnen Fasern muskulöser Natur, wie sich aus den oft noch damit in Verbindung stehenden Myoblasten ergibt.

Die Eier, die bis zu ihrem Eintritt in den Uterus kreisrund sind, weisen in demselben, offenbar eine Folgeerscheinung der Kombination von gegenseitigem Druck und künstlicher Schrumpfung unter Einfluß der Reagentien, polygonale Gestalt auf.

Das Atrium genitale (Taf. I, Fig. 4) tritt nur wenig hervor, da es so seicht ist, daß es im Falle der Cirrusausstülpung ganz verschwindet. Es liegt marginal und ungefähr in der Mitte der Proglottis, ein Verhältnis, das durch die verschiedene Kontraktion der einzelnen Proglottispartien allerdings oft gestört erscheint. Ausgekleidet ist das Atrium genitale vom Integument. Um die Außenabschnitte des Cirrusbeutels und der Vagina findet sich ziemlich viel radiäre Muskulatur, die wohl auf Dorsoventral- und Longitudinalmuskeln zurückzuführen ist. Erstere, in dorsoventraler Richtung verlaufend, scheinen stärker ausgebildet zu sein. Ringmuskulatur ließ sich nicht nachweisen.

	Maße	in μ
Hodenbläschen	Dorsoventralachse	151—164
	Querachse	50
	Längsachse	76—88
	Durchmesser der Vasa efferentia-Hauptstämme	6—8
	Vas deferens-Durchmesser	22—28
	Länge der Prostatazellen	14
	Kerndurchmesser der Prostatazellen	4—6
Cirrusbeutel	Länge	441
	Querdurchmesser	113—164
	Cirrushärchen	3—6

Maße		in μ
Ausdehnung des Keimstockes (inkl. der Eischläuche)	Dorsoventralachse	202—214
	Querachse	252—302
	Längsachse	302—321
	Eischlauchquerdurchmesser	24—36
	Keimzellen	6—8
	Keimleiterdurchmesser	20—28
	Dotterfollikel	63—101
	Dotterzellen	13—22
	Dotterzellkerne	6—7
	Vaginahärchen an der Stelle ihrer höchsten Ausbildung (am Beginn des Receptaculum seminis)	4—6

Definition der beiden beschriebenen Arten.

Monorygma rotundum: Scolex mit 4 großen, sitzenden, vollkommen glattrandigen, abgerundet dreieckigen Bothridien, an deren spitzeren nach vorn gerichteten Enden je ein im Verhältnis zur Bothridiengröße kleiner akzessorischer Saugnapf sich befindet. Die Vorderenden der Bothridien stehen der Hauptachse des Scolex zunächst und konvergieren, die hinteren Teile der Bothridien stehen von der Hauptachse ab und sind viel freier.

Kette im vorderen Teil mit schwach ausgeprägter Gliederung, Rand stets glatt. Längste vorhandene Kette 17·3 *mm*. Reife Proglottiden unbekannt. Genitalatrien wahrscheinlich marginal, unregelmäßig alternierend, Dotterfollikel in den Seitenteilen der Proglottis.

Crossobothrium campanulatum: Längste vorhandene Kette 505 *mm*. Scolex mit vier gestielten, glockenförmigen Bothridien, deren regelmäßig eingekerbter Rand an der der Hauptachse des Tieres zugekehrten Seite von je einem akzessorischen Saugnapf unterbrochen wird. Scolex halslos, endet gleich den jüngeren Proglottiden, die länger als breit, mit vier kräftigen Zacken. Die Proglottiden der jüngeren Ketten werden nach hinten immer kürzer und breiter, ihre Zacken weniger distinkt; sie gehen allmählich in Ecken über. Im weiteren Verlauf der Kette werden die Proglottiden sehr kurz, die Ecken verschwinden ganz, die Kette erscheint bandförmig. Bei älteren Ketten ist dies nicht der Fall, doch stumpfen sich auch hier die Zacken ab, die Proglottiden werden breiter und verhältnismäßig kürzer; erst dem Ende der Kette zu werden die Proglottiden wieder länger.

Reife Proglottis: Ungefähr 3 *mm* lang und 1 *mm* breit. Die ganzen Seitenteile von vorn bis hinten werden von den beiden im Querschnitt rinnenförmigen Hälften des Dotterstockes eingenommen, die hinten zu den Seiten der Exkretionsblase am meisten sich nähern, den mittleren Teil der Proglottis indes ganz frei lassen.

Besonders charakteristisch ist die Lagerung der Hodenbläschen, die lediglich die Vorderhälfte der Proglottis einnehmen, nach hinten einerseits von der Vagina, andrerseits durch eine mit dem Hinterrande des Cirrusbeutels auf gleicher Höhe gedachte Linie begrenzt werden. Nach vorne reicht das Hodenfeld nicht so weit wie der Dotterstock, an den Seiten etwas weiter als in der Mitte.

Keimdrüse ganz hinter dem Uterus gelegen, verhältnismäßig klein und kompakt.

Hinterende der Proglottis zweizipfelig.

Analytischer Schlüssel der im Text erwähnten Phyllobothridengenera.

Bothridien ohne akzessorische Saugnäpfe,
gestielt . . . . Anthobothrium van Bened. (v. Diesing revidiert)

— mit je zwei akzessorischen Saugnäpfen, einem scheitelständigen und einem in der Mitte der Bothridienfläche gelegenen, gestielt Orygmatobothrium Diesing

— mit je einem scheitelständigen, akzessorischen Saugnapf,

A. gestielt, halslos . . . Crossobothrium Linton

B. sessil,

a) längsgeteilt . . . . Trilocularia Olsson

b) nicht längsgeteilt

α) Ränder vollkommen glatt . . . . Monorygma Diesing

β) Ränder auffallend gefaltet oder gekräuselt . . . Phyllobothrium van Bened.

Die Schwächen dieses nach der betreffenden Literatur zusammengestellten Schlüssels liegen in der Verwendung der Ausdrücke „Bothridien gestielt — sessil“ deshalb, weil beim Ausnehmen des mit den Bothridien am Darm des Wirtstieres haftenden Cestoden durch Zug leicht künstlich „Stiele“ geschaffen werden können. Ferner dürften die „glatten“ respektive „gefalteten oder gekräuselten Ränder“ kaum vollberechtigt als generische Charaktere aufgefaßt werden können, da sich Übergänge finden.

Der „Myzorhynchus“ wurde überhaupt nicht berücksichtigt, da dieser nicht einmal ein striktes spezifisches Merkmal darstellt.

Überhaupt ist zu bemerken, daß die Phyllobothridensystematik von heutzutage kaum mehr als einen praktischen Notbehelf zur leichteren Übersicht der bisher bekannt gewordenen Arten darstellt, da sie ja fast ausschließlich auf den Charakteren der Scolex basiert, die ja wiederum gerade bei diesen Cestoden — wie schon das eingangs erwähnte Zitat van Benedens sagt — außerordentlich wandelbar sind.

Ein natürliches System der Phyllobothriden (wie auch der Tetraphylliden überhaupt) zu schaffen, wird erst einem monographischen Bearbeiter dieser Gruppe möglich sein, dem auch die heutzutage noch bei so vielen Formen unbekannten Proglottiden zur Verfügung stehen.

Am Schlusse dieser Arbeit sei es mir gestattet, der angenehmen Pflicht nachzukommen, allen jenen Herren, die mir die Vollendung dieser Arbeit ermöglichten, aufrichtigsten Dank zu sagen: in erster Linie Herrn Professor Dr. Karl Grobben, der mir in seinem Institute während des Wintersemesters 1904/1905 einen Arbeitsplatz überließ, sodann insbesondere Herrn Professor Dr. Theodor Pintner, der mir nicht nur das selbst gesammelte und konservierte Material zur Bearbeitung überließ, sondern auch stets mit seinem gütigen Rate zur Seite stand und dem Fortschritte der Arbeit reges Interesse entgegenbrachte, und endlich dem Herrn Assistenten Dr. Mario Stenta, der mir stets in der freundlichsten Weise behilflich war.

Literatur.

1. Van Beneden, J. P., Recherches sur la faune littorale de Belgique. Les vers cestoides ou acotyles. Bruxelles. 1850.
2. — Supplément aux comptes rendus des séances de l'académie des sciences. Tome deuxième: Mémoire sur les vers intestinaux. Paris. 1861.
3. Benedict, M. Harris, On the structure of two fish tapeworms from the genus Proteocephalus Weinland 1858. Journal of Morphology, Vol. XVI, Nr. 2, Boston, U. S. A. 1900.
4. Braun, M., in: Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Bd. IV Vermes, Abt. Ib Cestodes. Leipzig. 1894—1900.
5. Curtis, W. C., Crossobothrium laciniatum and development stimuli in the cestoda. Biological Bulletin of the Marine Biological Laboratory, Woods Hall. Mass. June 1903 to November 1903.
6. Diesing, K. M., Revision der Cephalocotyleen, Abteilung: Paramecocotyleen. Sitzungsberichte der Kais. Akademie der Wissenschaften, Wien, Math.-naturhist. Kl. Bd. 48, I. 1863.
7. Linstow, O. von, Kompendium der Helminthologie. Ein Verzeichnis der bekannten Helminthen. Hannover. 1878.
8. — Dasselbe. Nachtrag. Die Literatur der Jahre 1878—1889. Hannover. 1889.
9. Linton, E., Notes on entozoa of marine fishes of New England with description of several new species. Extracted from the annual report of the commissioner of fish and fisheries for 1886. Washington. 1889.
10. — Dasselbe. Part. II, Extracted from the annual report of the commissioner of fish and fisheries for 1887. Washington. 1890.
11. — Parasites of fishes of the Woods Hole region. Extracted from U. S. Fish Commission Bulletin for 1899. Pages 405 to 492. Plates I to XXXIV. June 27. 1901. Washington. 1901.
12. Lönnberg, Einar, Ein neuer Bandwurm *(Monorygma chlamydoselachi)* aus *Chlamydoselachus anguineus* Garman. Kristiania. 1898.
13. Luther, Alex., Die Eumesostominen. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, 77. Bd., 1. Heft. Leipzig. 1904.
14. Monticelli, Fr. Sav., Elenco degli elminti studiati a Wimereux nella primavera del 1889. Bulletin scientifique de la France et de la Belgique. Tome XXII, pag. 417—444. Con una tavola. Paris 1890.
15. Olsson, P., Entozoa, iakttagna hos Skandinaviska hafsfiskar. Lunds universitets års-skrift för år 1866, Bd. III. Lund. 1866—1867.
16. Pintner, Th., Neue Untersuchungen über den Bau des Bandwurmkörpers. I. Zur Kenntnis der Gattung Echinobothrium. Arbeiten aus dem zoologischen Institut Wien. Bd. VIII, Heft 3. 1889.
17. Zschokke F., Recherches sur la structure anatomique et histiologique des cestodes. 1885—1886. Genève. 1888.

Figurenerklärung zu Tafel I.

Crossobothrium campanulatum nov. spec.

Bezeichnungen, die sich wiederholen:

C = Cirrus.
C B = Cirrusbeutel.
D g = Dottergänge.
H = Hoden.
O = Ovarium.
R. s = Receptaculum seminis.
Sch = Schalendrüse.
U = Uterus.
U. G = Uteringang.
V = Vagina.
V. d = Vas deferens.

Fig. 1. Proglottis, geschütteltes Exemplar. Vergrößerung 45. C. hier zum Teil usgestülpt.

D = Dotterstock.

E. b = Blasenförmiger Endabschnitt des Wassergefäßsystems. Die Kanäle größtenteils durch den Dotterstock verdeckt.

Fig. 2. Cuticula und Hautmuskulatur einer jüngeren Proglottis. Vergrößerung 800.

Hr = Härchen
St = Stäbchenschicht } der Cuticula.
B = Basalmembran
R = Ringmuskulatur.
L = Längsmuskulatur.

Fig. 3. Vasa efferentiahauptstämme. Vas deferensbeginn. Vergrößerung 360.

H hier nur mehr mit Spermatozoen erfüllt, tangential getroffen.
V. e = Vasa efferentiahauptstämme.
N = Kerne der Wand derselben.
P = Prostatazellen.
A = Vas deferensbeginn, mit Prostatazellen bedeckt.
V. d hier mit Spermatozoen erfüllt.
N' = Kerne der V. d. Wand.

Fig. 4. Flächenschnitt durch die äußeren Teile der Vagina und des Cirrus. Vergrößerung 290.

Sph. V = Sphincter vaginae.
C. B. W = Cirrusbeutelwand.

Fig. 5. Längsschnitt, die äußeren Teile der Vagina und des Cirrus quer getroffen. Vergrößerung 290.

Die das Lumen der Vagina auskleidende Cuticula ist hier mächtig entwickelt und bildet vorspringende Wülste; um sie der Sphincter vaginae.

In der Mitte des Cirrusbeutels das Cirruslumen von Härchen ausgekleidet.

Fig. 6. Längsschnitt durch den hinteren Teil der Proglottis. Vergrößerung 180.

O hier das Mittelstück des Ovarium.
Ei = Eischluckapparat.
K = Keimleiter.
C. s = Canalis seminalis.
D. g hier Schnitt durch den unpaaren Dottergang.

Fig. 7. Längsschnitt durch Vagina und Receptaculum seminis. Vergrößerung 290.

U. W = Uteruswand.

Fig. 8. Querschnitt einer reifen Proglottis. Vergrößerung 120.

D. f = Dotterfollikel.
Ex = ventraler Exkretionshauptstamm.

Beitrag zur Kenntnis des peripheren Nervensystems des Regenwurmes.

Von

Engelbert Dechant.

(Mit 2 Tafeln und 2 Textfiguren.)

Im Sommer 1903 und dem folgenden Wintersemester untersuchte H. Krawany im II. zoologischen Institut der Wiener Universität das Zentralnervensystem des Regenwurms mit der Methylenblaumethode und förderte wesentlich unsere Kenntnis vom Aufbau dieses Zentralorgans. Als Fortsetzung jener Arbeit erscheint nun vorliegende Abhandlung, die ich im gleichen Institut unter Leitung des Prof. Dr. B. Hatschek und des Dozenten Dr. K. C. Schneider ausgeführt habe. Ich habe die angenehme Pflicht, beiden Herren für die Ratschläge und Winke, die mir so oft von ihnen zuteil wurden, hier meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen.

Die Methode übernahm ich von meinem Vorgänger, wenngleich sie sich nicht ohneweiters auf den ganzen Wurm anwenden ließ, da einerseits bei der Injektionsmethode der dicke Hautmuskelschlauch das Durchtreten des Farbstoffes in das Epithel sehr erschwerte, andrerseits bei der Imbibitionsmethode sich die Färbung auf das Epithel beschränkte und dann die hier so massenhaft vorhandenen Drüsenzellen bevorzugte, so daß eine Entwirrung behufs der weiteren Differenzierung mit Wasserstoffsuperoxyd meist unmöglich wurde. Am günstigsten ist zur Untersuchung das Vorderende, da hier Muskel und Drüsenzellen an Ausdehnung zurücktreten, gleichzeitig aber die nervösen Elemente viel dichter angeordnet sind als in den regulären Körpersegmenten und so die Mängel einer elektiven Färbung, wie Ehrlichs Methylenblau ist, sich nicht so fühlbar machen. Ich injizierte eine ziemlich konzentrierte Methylenblaulösung (gerade noch durchscheinend in der Glasröhre der Injektions-

spritze) durch die ventrale Körperwand des Wurmes. Der günstigste Moment tritt ein, wenn sich durch den Druck der Injektionsflüssigkeit die Mundhöhle vorstülpt. Nach 5—10′ werden die vordersten Segmente abgeschnitten, die Haut wird auf dem Objektträger mit Nadeln ausgespannt, dann sieht man nach, ob sich Sinneszellen gefärbt haben. Ist dies der Fall, so wird die Haut auf dem Objektträger in die feuchte Kammer gegeben und mehrmals kontrolliert, bis das Optimum der Differenzierung eingetreten ist, was an den dunkelstahlblauen Sinnesnervenzellen zu erkennen ist. Jetzt wird das Objekt mit Ammoniummolybdänat fixiert, dann ausgewaschen, entwässert und eingeschlossen. Man kann auch schwächere Methylenblaulösungen verwenden, erhält dann nicht selten prachtvoll distinkte Präparate, muß aber länger warten; den Zeitpunkt des Optimums in diesem Falle zu treffen ist viel schwerer und der Erfolg bleibt häufig aus. Das Hinterende färbt man am besten nach der Imbibitionsmethode. Am schwierigsten sind in den regulären Körpersegmenten nervöse Elemente zu färben. Doch ist es mir gelungen, eine ganze Reihe brauchbarer Präparate auch aus dieser Region zu erhalten, die einerseits die Befunde, die ich am Vorderende gemacht habe, bestätigen, andrerseits bezüglich der Verteilung der Nerven und Nervenzellen in diesen und der Innervation der Borstenfollikel neue Resultate ergaben.

Literatur.

Während sich die Erforschung des Zentralnervensystems wirbelloser Tiere unter den Zoologen einer steigenden Beliebtheit erfreut, wird das periphere Nervensystem der Evertebraten arg vernachlässigt. Nur kleinere Arbeiten, die über den Rahmen vorläufiger Mitteilungen, denen in der Regel nichts folgt, meist nicht hinausgehen, liegen hier vor. Der Regenwurm bildet eine Ausnahme, indem wir durch die klassischen Untersuchungen v. Lenhosséks (8) und die diese ergänzende Entdeckung freier Nervenendigungen durch Smirnow (16) und Langdon (6, 7) über die nervösen Elemente des Regenwurmepithels genau unterrichtet sind. Retzius (10, 11) hat die Lenhossék-Smirnowschen Befunde bestätigt. Hesse (4) hat die anatomisch-morphologischen Verhältnisse des ganzen Nervensystems, insbesonders in den drei vordersten Segmenten klargelegt. Viel umfangreicher ist die Literatur über das von mir wieder aufgefundene Pharyngealganglion, das Retzius und Hesse nicht beobachtet, daher wahrscheinlich von der Literatur her gar nicht gekannt haben. Es wurde schon vor mehr als

40 Jahren von einer Reihe von Forschern (Leydig, Claparède, de Quatrefages, Faivre, Clarke, Lankester) untersucht. Während alle diese Forscher das Ganglion nach den damaligen Mitteln der Technik nur anatomisch-morphologisch untersucht haben, hat Vignal (18) 20 Jahre später das Ganglion auch histologisch (allerdings recht dürftig) beschrieben. Die ältere Literatur ist in dem großen Werk von Vejdovský (17) auf Seite 84 besprochen, so daß ich sie nicht wiederholen will. Auch das Schlundnervengeflecht (Eingeweidenervenplexus) ist schon längst bekannt. Entdeckt von Quatrefages, wurde es von den nachfolgenden Forschern, besonders von Claparède genauer dargestellt. Die neueste Arbeit über das ganze Eingeweidenervensystem des Regenwurms ist die von Vignal (18).

Spezieller Teil.

Mehrere Lumbricidenarten standen mir zur Verfügung. Für die Methylenblaumethode waren besonders günstig *Lumbricus rubellus* und *L. terrestris*, ebenso die größeren Exemplare von *Eisenia foetida,* während bei kleineren die Färbung teils mißlang, teils die Präparation zu schwierig wurde. Die Dorsalseite aller dieser Arten war wegen der tiefbraunroten Pigmentierung für starke Vergrößerungen nicht günstig. Bei *Lumbricus polyphemus,* bei dem das Pigment nicht so störte, wollte die Methode nie recht gelingen. Es färbten sich bei diesem Wurm neben nervösen Elementen immer noch viele andere Gewebsteile, so Muskelfasern, Stützzellen, stark verzweigte Bindegewebszellen, Blutgefäße usw., wodurch das mikroskopische Bild stark beeinträchtigt wurde. Dafür entschädigte mich dieser Wurm durch schöne Golgipräparate, die mir all das zeigten, was die früheren Autoren mit dieser Versilberungsmethode gesehen hatten.

Meine Untersuchungen erstrecken sich über das ganze ektodermale Epithel und über die nervösen Elemente an der Basis des Epithels, dazu kommt noch eine etwas kursorische Betrachtung der Nerven und Nervenzellen in der Längs- und Ringmuskulatur und endlich die Beschreibung des Pharyngealganglions.

I. Epithelinnervation.

Die nervösen Elemente im Epithel des Regenwurmes sind Sinnesnervenzellen und freie Nervenendigungen.

Die Sinnesnervenzellen bzw. Sinnesorgane sind schon seit langem bekannt. Die Verteilung der Sinnesorgane über die ganze Körper-

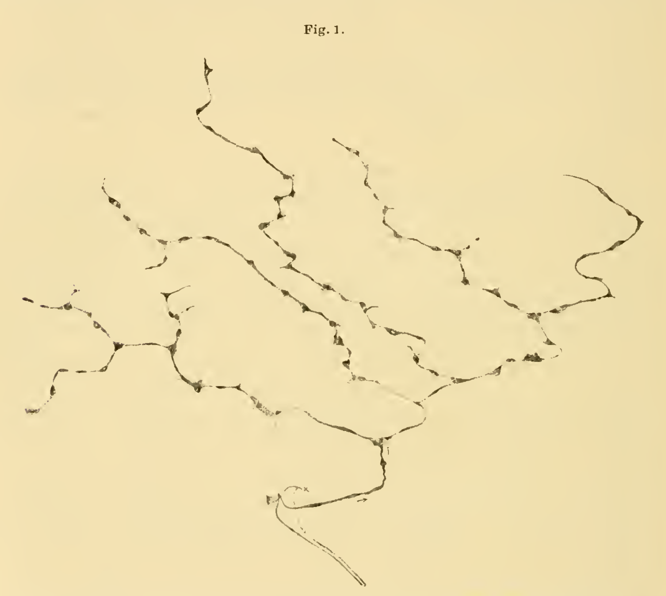
region und ihre Anordnung in drei Ringen entsprechend den vom Bauchmark entspringenden Ringnerven ist von Hesse und Langdon genau erforscht worden. Ebenso sind wir durch die Arbeiten v. Lenhosséks und die sie ergänzenden Untersuchungen von G. Retzius, Smirnow und Langdon über die histologischen Verhältnisse der Sinnesnervenzellen unterrichtet, so daß nur wenig zuzufügen ist, da auch die Methylenblaumethode zu denselben Resultaten geführt hat. Die Sinnesnervenzelle erscheint nach dieser Färbung gewöhnlich schlank, spindelförmig, Ausnahmen (hervorgerufen durch exzentrische Lage des Kernes) kommen jedoch auch hier vor, das basale Ende der Sinnesnervenzelle spaltet sich gewöhnlich in zwei, seltener drei Äste, von denen einer der Hauptfortsatz ist, der in seinem weiteren Verlauf meist keinen Zweig abgibt. Dieser Hauptfortsatz tritt in das an der Basis des Epithels sich ausbreitende Netz ein, benutzt dann den nächstgelegenen in die Muskulatur eintretenden Nerv, um zum Bauchmark zu gelangen und sich hier y-förmig aufzuteilen. Die anderen Fortsätze der Sinnesnervenzellen, Nebenfortsätze (protoplasmatische Fortsätze der älteren Autoren) teilen sich im basiepithelialen Netz in eine große Zahl von kleinen faserigen Ästen auf, die meist schon nach kurzem Verlauf im Netz endigen. Langdon bestreitet, daß Haupt- und Nebenfortsätze am Aufbau des subepithelialen Geflechtes teilnehmen, woran aber nicht im geringsten zu zweifeln ist. Charakteristisch ist, daß an Fortsätzen der Sinnesnervenzellen nach Methylenblaufärbung nie Varikositäten zu beobachten sind. Im distalen Teil der Sinnesnervenzelle kann man häufig eine Fibrille nachweisen, die vom oberen Ende bis zum Kern zieht; ihr weiterer Verlauf entzieht sich durch die starke Farbaufspeicherung im Kern der Beobachtung. Von der Spitze der Sinnesnervenzellen strahlen häufig sternförmig 6—10 äußerst zarte Fasern aus, die meist schwach bogenförmig gekrümmt sind. Die Länge dieser Fasern ist ungefähr gleich der doppelten bis dreifachen Dicke des Sinnesnervenzellkopfes. Dieser zierliche Stern ist nur bei starken Vergrößerungen zu sehen. Er findet sich an den meisten Sinnesnervenzellen des Prostomiums und der Mundhöhle; ob er an den Segmenten ebenfalls vorkommt, habe ich nicht entscheiden können. Die Bedeutung dieser Fasern erscheint mir rätselhaft. An einen Vergleich mit Sinneshaaren, wie sie Flemming (3) von den Pinselzellen bei Helix beschreibt, ist nicht zu denken, da die Fasern über die Cuticula nicht hinausragen, wie man sich an Umschlagstellen überzeugen kann, mithin mit Haaren oder Stäbchen nicht identisch sind.

Im Prostomium ist die Zahl der Sinnesnervenzellen viel größer als Retzius (15) nach der Golgimethode gesehen hat. Man sieht nämlich an Prostomien, die mit Methylenblau oder Silbernitrat möglichst vollständig gefärbt sind, die Sinnesnervenzellen so dicht stehen, daß sie allein das Epithel zu bilden scheinen. An vollständig gefärbten Präparaten sieht man auch, daß die meisten Sinnesnervenzellen zu Sinnesorganen gruppiert sind. Daneben kommen aber auch isolierte Sinnesnervenzellen vor. Die Behauptung Langdons, daß alle Sinnesnervenzellen zu Sinnesorganen angeordnet sind, kann richtig sein, ist aber von keiner spezifischen Nervenmethode bisher bestätigt worden. Erwähnen will ich noch, daß die Sinnesnervenzellen des Prostomiums und der Mundhöhle dem hier höheren Epithel entsprechend viel schlanker sind als die Sinnesnervenzellen der Körpersegmente.

Außer den Sinnesnervenzellen sind im Epithel des Regenwurmes noch freie Nervenendigungen bekannt, die A. Smirnow und unabhängig von ihm Fanny Langdon gleichzeitig entdeckt und beschrieben haben. Die Untersuchungen Smirnows sind dann von Retzius (10) bestätigt worden. Alle haben bisher die freien Nervenendigungen nur mit der Golgimethode nachweisen können. Versuche mit Methylenblau, die Smirnow angestellt hatte, schlugen fehl. Mir ist es nun gelungen, diese freien Nervenendigungen nicht nur mit der von Smirnow angegebenen Modifikation der Golgimethode, sondern auch mit Methylenblau darzustellen und so mit dieser besseren Methode Genaueres über ihren weiteren Verlauf im Epithel zu erfahren. Mit der Golgimethode sieht man, wie aus der Muskulatur kommende Nervenfasern gegen das Epithel hinziehen, an der Basis des Epithels meist am basiepithelialen Netze teilnehmen, sich hier wiederholt teilen, dann in feine, in das Epithel aufsteigende variköse Fäden übergehen. Auch diese Fäden teilen sich oftmals, um schließlich als feinste Fasern im Epithel in verschiedener Höhe zu endigen. Smirnow fügt sodann noch hinzu: „Einige der intraepithelialen Nervenfäden erreichen fast die Oberfläche des Epithels, biegen aber unterhalb der Cuticula bogenförmig um und verlaufen eine Strecke weit nach abwärts, um in verschiedener Höhe frei zu endigen." Mehr kann man an Querschnitten nicht beobachten. Auch mit Methylenblau würde man an Querschnitten kaum mehr finden können. Da ich aber mit Methylenblau Flächenpräparate gemacht habe, an denen Querschnittsbilder an den Umschlagstellen erscheinen, so kann ich die sogenannten freien Nervenendigungen der früheren Autoren bis zu

ihrem Ende (nach der Methylenblaumethode) verfolgen. Zunächst läßt sich nun leicht feststellen, daß alle in das Epithel aufsteigenden Fasern sich wohl in verschiedener Höhe des Epithels teilen, daß aber alle ihre Äste die Oberfläche erreichen, hier mit rechtem oder stumpfem Winkel umbiegen und weiterziehen, um sich an der Oberfläche in eine große Anzahl von Ästchen aufzuteilen und sich so nach allen Seiten gleichmäßig über einen großen Teil der Epitheloberfläche auszubreiten (Fig. 6, Tafel II, Textfig. 1 u. 2).

Fig. 1.



Superfiziale Nervenendigungen, um ein Drittel vergrößert und über dem basiepithelialen Netz (Fig. 1, Taf. I) gelagert zu denken. Der untere Pfeil markiert die Basis des Epithels, der obere das Umbiegen der Faser zur Oberfläche. Die mit dem Kreuz bezeichnete Faser ist der Hauptfortsatz einer Sinnesnervenzelle.

Diese oberflächlichen Nervenendigungen (ich will sie superfiziale Nervenendigungen nennen) erscheinen also als direkte Fortsetzungen der von den früheren Autoren mit der Golgimethode gefundenen „freien Nervenendigungen“. Außer diesen superfizialen Nervenendigungen gibt es im ganzen Regenwurmepithel keine anderen Nervenendigungen, somit auch keine in verschiedener Höhe des Epithels frei endigenden Nervenfasern, wie die früheren Autoren angenommen haben. Der Irrtum dieser beruht darauf, daß in den Querschnittspräparaten die nicht

immer ganz senkrecht aufsteigenden Fasern häufig abgeschnitten sind und so freie Nervenendigungen vortäuschen, hauptsächlich aber, weil das Silbernitrat die Fasern nur unvollständig imprägniert hat. Daß dem so ist, beweisen die häufig knopfförmig verdickten Enden, von denen Smirnow spricht. Zwischen den mit der Golgimethode und mit Methylenblau gefärbten Nervenfasern muß ich einen Unterschied erwähnen, der aber nicht für zwei verschiedene nervöse Elemente spricht, sondern nach meiner Ansicht nur auf ein verschiedenes Verhalten dieser Fasern beiden Farbstoffen gegenüber zurückzuführen ist. Die Nervenfasern erscheinen nämlich mit Methylenblau viel dicker als die entsprechenden Fasern bei Golgibehandlung, auch die Varikositäten sind viel stärker und speichern den Farbstoff viel mehr auf als die Fasern selbst, sind daher meist dunkelgefärbt. Doch kann man in diesen stark gefärbten Knötchen nicht selten eine tiefblaue Neurofibrille hindurchziehen sehen. Die Teilungsstellen sind immer varikös verdickt. Bei der Betrachtung der einzelnen Fasern von der Oberfläche des Epithels gegen innen zu sieht man, daß die Varikositäten, wenn die Fasern in das Netz eintreten, an Größe und Zahl meist sehr stark abnehmen, bis schließlich die Faser ganz frei von Varikositäten wird. Diese starken Varikositäten sind für die superfizialen Nervenendigungen sehr charakteristisch und, ausgenommen die feinsten Verzweigungen, immer anzutreffen. Alle superfizialen Nervenendigungen breiten sich zwischen den einzelnen Zellköpfen aus, direkt unter der Cuticula, in ein und derselben Höhe, so daß sie selbst bei starken Ölimmersionen immer gleichzeitig ins Gesichtsfeld treten. Auch die feinsten Ästchen stehen in diesem Niveau, nur sehr selten biegen sie auf eine ganz kurze Strecke nach abwärts, um dann frei zu enden, was aber sehr fraglich ist. Wahrscheinlich dürften alle diese feinsten Fasern immer mit Epithelzellen (Sinnes- und Drüsenzellen) in Beziehung treten und so eine Innervation dieser Zellen an ihrem oberen Ende herbeiführen. Die direkte Verbindung der Sinnesnervenzelle mit den superfizialen Nervenendigungen habe ich in zahlreichen Fällen konstatieren können. Man sieht, wie ein feiner Ast, der mit einer durch das Epithel aufsteigenden starken Faser zusammenhängt und eine der letzten Verzweigungen dieser Faser darstellt, an der Spitze der Sinnesnervenzelle sich an diese anlehnt und in die Sinnesnervenzelle übergeht (Fig. 10, Tafel II). Es ist nicht eine Berührung, sondern eine direkte Verbindung (Verschmelzung). Wahrscheinlich dürfte diese Faser eine distale Fortsetzung der Sinnesnervenzellenfibrille (bzw. eine von den Sinnesnervenzellenfibrillen) sein, es

kann aber auch diese Faser direkt den superfizialen Nervenendigungen entstammen. Die vorher erwähnte Faserkrone der Sinnesnervenzelle habe ich nie mit freien Nervenendigungen in direkter Verbindung gesehen. Bei den Drüsenzellen konnte ich nirgends eine so sichere Verbindung der superfizialen Nervenendigungen mit der Zelle nachweisen wie bei den Sinnesnervenzellen. Ich konnte hier nur sehen, wie die feinsten Ästchen gegen die Drüsenzelle hinziehen, bevor sie aber die Zelle erreichen, frei enden, oft auch, daß eine stärkere Faser den Kopf der Drüsenzelle in einiger Entfernung umkreist, von dieser Faser dann wiederum feinste Ästchen gegen die Drüsenzelle hinziehen, und frei enden. In beiden Fällen handelt es sich offenbar um eine Innervation der Drüsenzelle, worüber bessere Methoden genauere Aufschlüsse ergeben dürften. Eine Innervation der Stützzellen habe ich nirgends sehen können, weder an der Spitze noch an der Basis. Vielleicht werden diese Zellen gar nicht innerviert. Das Anlagern von Nervenfasern an Epithelzellen, wie es Smirnow beschreibt, dürfte mit einer Innervation nichts zu tun haben und nur eine zufällige Erscheinung sein, die wegen der großen Zahl der aufsteigenden Nervenfasern im reich innervierten Epithel (besonders im Vorderende) häufig beobachtet werden kann. Denn auch diese Fasern ziehen immer zur Oberfläche, ohne einen feinen Ast an die ganz nahe gelegene Zelle abzugeben.

In den superfizialen Nervenendigungen kommen hie und da echte Anastomosen vor (zweifellos Anastomosen von Fibrillen), die vielleicht eine Annäherung an das hypothetische Elementargitter, das Apáthy (1) an Stelle der Endbäumchen vermutet, herstellen dürften (Fig. 6, Tafel II). In Fig. 6 sind solche Anastomosen zwischen zwei Nervenfasern abgebildet. Da diese Umschlagstelle zur genauen Beobachtung des Faserverlaufes nicht sehr geeignet ist und trotz aller Vorsicht beim Zeichnen leicht Fehler unterlaufen können, so habe ich eine andere Stelle abgebildet, wo man ohne viel Drehung der Mikrometerschraube die Verbindung zweier Fasern ganz sicher erkennen kann, wobei jeder Irrtum ausgeschlossen ist (Textfig. 2). Man sieht hier sehr klar, wie zwei von einander vollständig getrennte Fasern zur Oberfläche aufsteigen, sich hier über eine große Fläche ausbreiten und an der bezeichneten Stelle verbinden. Die Kontinuität habe ich an gut gefärbten Präparaten mehrmals konstatieren können, so daß daran nicht zu zweifeln ist.

Die superfizialen Nervenendigungen sind über die ganze Körperoberfläche verbreitet und überall im Ektoderm anzutreffen,

besonders schön und dicht natürlich am reich innervierten Vorderende. Hier gleichen sie bei schwacher Vergrößerung oft einem zierlichen Mosaik, so daß man sich leicht verleiten ließe, ein Epithelmosaik mit gefärbten Zellgrenzen, wie es Retzius mit der Ver-

Fig. 2.



Die zwei mit den Pfeilen bezeichneten Nervenfasern verbinden sich an der Oberfläche an der mit * bezeichneten Stelle. Die beiden Fasern sind also in Kontinuität. Von den kleinen Pfeilen bedeuten wieder die einen das Passieren der Epithelbasis, die anderen das Umbiegen zur Oberfläche.

silberungsmethode bei Lumbricus dargestellt hat, zu sehen. Dieses von Retzius (15) gezeichnete Epithelmosaik, das ich übrigens an mißglückten Methylenblaupräparaten auch erhalten habe, hat mit den superfizialen Nervenendigungen außer seiner oberflächlichen Ähnlichkeit nichts gemeinsames.

Die zu den superfizialen Nervenendigungen gehörigen Nervenzellen habe ich ebensowenig wie Smirnow, Langdon und Retzius finden können. Ich kann nur vermuten, daß gewisse Zellen der Ganglienkette, nämlich die an der Oberfläche aller Ganglien, besonders zahlreich im oberen und unteren Schlundganglion vorkommenden, meist bipolaren Ganglienzellen (die bedeutend kleiner sind als die gewöhnlichen birnförmigen Ganglienzellen) als die Ursprungselemente dieser freien Nervenendigungen aufzufassen sind, und stütze meine Vermutung auf die Eigentümlichkeit, daß die Fortsätze dieser Ganglienzellen genau dieselben charakteristischen großen Varikositäten, die sonst im ganzen Nervensystem des Regenwurmes nirgends so stark ausgebildet sind, aufweisen wie die superfizialen Nervenendigungen.

Schließlich will ich erwähnen, daß diese superfizialen Nervenendigungen bisher bei Wirbellosen noch gar nicht beobachtet worden sind. Bei Wirbeltieren hat Retzius (14) jenen vielleicht entsprechende, aber nicht ganz oberflächlich verlaufende Nervenfasern beschrieben und gezeichnet. Höchst wahrscheinlich sind sie bei den Wirbellosen nicht auf den Regenwurm allein beschränkt, sondern haben gewiß eine weite Verbreitung im Tierreich, was wohl das Studium von Flächenpräparaten, die mit Nervenmethoden behandelt worden sind, in verschiedenen Tierklassen nicht allzu schwer beweisen könnte.

Im innersten Teil der Mundhöhle treffen wir noch andere Nervenendigungen an, die von Retzius und Smirnow beschriebenen Kolbenfasern, über deren nervöse Natur man bisher nicht im klaren ist. Langdon hält die Kolbenfasern für Drüsenzellen, da sie mit Kleinenbergs Hämatoxylin sehr schlanke Drüsenzellen aus dieser Region gefärbt hat, Retzius (10) für echt nervöse Elemente.

Ich schließe mich letzterer Ansicht an. Die Kolbenfasern (der Name rührt von Retzius her. Smirnow bezeichnet sie als Geschmackszellen; wenn auch die dickeren Kolbenfasern sehr zellenähnlich sind, so ist doch der erstere Ausdruck vorzuziehen, da Kerne nie zu sehen sind) durchziehen zu einem dicken Fibrillenbündel vereinigt die Muskulatur und sind auf weite Strecken gegen innen zu zu verfolgen. Bei ihrem Eintritt in das Epithel treten sie auseinander und bilden nicht selten ein in der Form den Sinnesknospen gleichendes Büschel (Fig. 11, Tafel II). In den meisten Fällen ist im Epithel eine solche Anordnung der Kolbenfasern zu Büscheln nicht zu sehen. Vielmehr sind sie dann über das ganze

Epithel gleichmäßig verteilt und ziemlich dicht angeordnet. Die Kolbenfasern sind Fasern, nicht stärker als die Hauptfortsätze der Sinnesnervenzellen, beim Eintritt in das Epithel nehmen sie allmählich an Dicke zu, bis sie etwas unterhalb der Epitheloberfläche die größte Dicke erreicht haben, um sich dann wieder gegen die Oberfläche hin kurz zuzuspitzen. Im erweiterten Teil, der oft gedreht erscheint und ein bandförmiges Aussehen annimmt, habe ich oft 2—3 Fibrillen nachweisen können. Die Dicke der Kolbenfasern schwankt übrigens sehr, man kann von den feinsten Fasern, die viel feiner sind als die aufsteigenden Fasern der superfizialen Nervenendigungen, bis zu ziemlich dicken Gebilden, welche die Stärke sehr schlanker Sinnesnervenzellen haben, alle möglichen Übergänge bemerken. Im ganzen Verlauf der Kolbenfasern ist nirgends eine Aufteilung zu beobachten. Die Zahl der Kolbenfasern ist ungemein groß, sie bilden im innersten Teil der Mundhöhle das weitaus vorherrschende Element (Sinnesnervenzellen kommen nur ganz vereinzelt vor und fehlen weiter gegen innen zu ganz), so daß man das ganze Epithelfeld im Bereich der Kolbenfasern als Kolbenfaserregion bezeichnen kann.

Wie die Kolbenfasern, haben auch im Epithel gelegene Nervenzellen (Ganglienzellen) nur eine beschränkte Verbreitung. Ich habe diese Nervenzellen im Epithel des Prostomiums hie und da angetroffen. Sie liegen gegen die Basis des Epithels hin und sind meist unipolar. Ihre Fortsätze ziehen gegen innen zu und teilen sich in der Ringmuskulatur in die kleineren Äste auf.

Von den Lichtzellen, die Hesse (5) beim Regenwurm gesehen hat, konnte ich weder mit Methylenblau noch mit Hämalaun nach der von Hesse angegebenen Methode etwas finden. Ebensowenig konnte ich von den nach Hesse im Prostomium vorkommenden Ganglien etwas bemerken, die ganze Lichtzellkomplexe in ihrem Bereiche beherbergen sollen. Wenn diese Zellhaufen im Prostomium wirklich aus Ganglienzellen beständen, so müßte ich sie in meinen zahlreichen Prostomiumpräparaten sicher gesehen haben. Denn daß eine spezifische Nervenfärbung ganze Ganglien konstant ungefärbt ließe, ist unmöglich.

II. Basiepithelialer Nervenplexus.

Im vorigen Abschnitt habe ich erwähnt, daß sämtliche in das Epithel eintretende Nervenfasern ein an der Basis des Epithels gelegenes Netz zu passieren haben, das ich nun näher beschreiben will. Von den älteren Autoren wurde es bisher nur im Querschnitt

betrachtet und als basiepitheliales Geflecht bezeichnet. Es ist überall anzutreffen, besonders schön natürlich wieder am Vorderende (Fig. 1, Tafel I), während in der mittleren Körperregion nur wirr verlaufende Neurofibrillen dasselbe andeuten. Es gleicht einem lockeren, verfilzten Gewebe mit weiteren oder engeren Maschen, je nach seiner Lage im Körper, ganz vorne im Prostomium sind die einzelnen Maschen durchschnittlich kaum größer als der Querschnitt einer Stützzelle. Das Netz besteht vorwiegend aus den zu den Sinnesnervenzellen und den superfizialen Nervenendigungen gehörenden Fibrillen, die sich voneinander durch ihre verschiedene Tinktion sehr leicht unterscheiden lassen und aus den kürzeren Nebenfortsätzen der Sinnesnervenzellen. Die angeführten Fasern reichen aber nicht hin, den Reichtum an Neurofibrillen im Netz zu erklären, um so weniger, als die Nervenfasern der Sinnesnervenzellen und freien Nervenendigungen schon nach kurzem Verlauf im Netze in den nächstgelegenen Nerv eintreten, der senkrecht die Muskulatur durchzieht. Auch Nervenzellen kommen, wenn man von der Schlundhöhle und dem Hinterende absieht, in und unmittelbar unter dem Epithel nur ganz vereinzelt vor, so daß ihre Fortsätze nicht in Betracht kommen können. Ein Teil der Nervenfasern stammt von den eintretenden Nerven und scheint hier im Netz zu verlaufen. Die Herkunft der übrigen Fibrillen bleibt aber noch immer rätselhaft.

Charakteristisch ist, daß die Fasern, die im Netz verlaufen, viel zarter und blasser sind als die Fortsätze der Sinnesnervenzellen oder die superfizialen Nervenendigungen. Regelmäßige Varikositäten wie an den superfizialen Fasern sind nur an den feinsten Fibrillen zu sehen und dann viel kleiner als bei den freien Nervenendigungen, die übrigen Fibrillen sind nicht varikös, wenn man von den unregelmäßigen Schrumpfungserscheinungen dieser Fibrillen, ja ganzen Fibrillenbündel absieht, die durch die Wirkung des starken Fixationsmittels entstanden sind. Zwischen den Maschen des Netzes sind echte Anastomosen und in der Ebene des Netzes endigende Nervenfibrillen leicht nachzuweisen. Diese Endigungen sind wahrscheinlich nur scheinbare und dürften auf unvollkommener Färbung beruhen.

Im Prostomium gegen die Mundhöhle zu nehmen am Aufbau des Netzes ganze Nervenstämme teil, die in das Netz eintreten und hier durch weite Strecken zu verfolgen sind. In ihrem Verlauf geben sie zahlreiche Äste ab, die gleichfalls im Netze verbleiben und sich in feinste im Netz endigende Fasern aufsplittern. Oft sind an diesen dicken Nerven in regelmäßigen Abständen Kerne

zu beobachten, die den Nerven außen anlagern. Sie sind meist oval geformt, verhältnismäßig sehr groß, sehr stark abgeplattet und umgreifen rinnenförmig den Nerven. Sie sind zweifellos die Kerne von Bindegewebszellen, die den ganzen Nerv in seinem Verlauf einschließen, ähnlich wie die SCHWANNsche Scheide bei Wirbeltieren den Achsenzylinder einhüllt (Fig. 8, Tafel II).

In der Mundhöhle werden die Verhältnisse komplizierter. Zahlreiche Nervenzellen sind in das Netz eingelagert. Starke Fibrillenbündel stellen den Hauptbestandteil des Nervennetzes dar, isolierte Fasern treten nur als Verbindungen der dicken Fibrillenbündel auf und haben keine so weite Verbreitung wie im gewöhnlichen Hautepithel. Die Nervenzellen sind entweder in die Faserbündel eingeschaltet oder kommen zwischen ihnen vor. Im letzteren Falle treten die Fortsätze der Nervenzellen in die Faserbündel ein. Nach längerem oder kürzerem Verlauf teilen sich die Fortsätze mehrfach auf und entziehen sich schließlich der Beobachtung. Charakteristisch für diese Nervenzellen ist, daß ihre Fortsätze ganz glatt sind und nirgends Varikositäten erkennen lassen. Die Nervenzellen selbst sind meist bipolar, lang spindelförmig, daneben kommen aber seltener kleinere Nervenzellen von dreieckiger gedrungener Gestalt mit einem Hauptfortsatz vor, der sich aber schon nach sehr kurzem Verlauf in zwei gleichstarke Äste gabelt, ein Verhalten, welches eine auffallende Ähnlichkeit mit dem der Spinalganglienzellen der Wirbeltiere zeigt.

In der Kolbenfaserregion bilden einen Hauptbestandteil des basiepithelialen Netzes die zahlreichen Fortsätze großer, in der Tiefe gelegener unipolarer Nervenzellen (Fig. 3, Tafel I). Die Hauptfortsätze dieser großen Nervenzellen steigen senkrecht gegen die Basis des Epithels auf, verzweigen sich in mehrere noch immer sehr starke Äste, die selbst wieder sich oftmals teilen und lange Fasern bilden, welche in ihrem weiteren Verlauf in die Fibrillenbündel des Netzes eingeschaltet werden. Die Kolbenfasern selbst beteiligen sich nicht am Netz, sondern durchqueren es, ohne einen Ast in dasselbe abzugeben.

Man kann in der Mundhöhle zwei Netztypen unterscheiden. Der erste Typus schließt sich dem allgemeinen Netztypus an, wie er über die ganze Haut verbreitet ist. Er unterscheidet sich von diesem durch das regelmäßige Vorkommen der Nervenzellen und durch die Tendenz der Fibrillen, sich zu Fibrillenbündeln zu vereinigen, wahrscheinlich eine Folge der reicheren Innervation. Ganz abweichend davon ist der zweite Typus gebaut, der sich weiter

gegen innen zu in der Pharyngealregion findet und in seiner extremsten Form ein Netzwerk mit großlumigen Maschen darstellt, deren breite Ränder miteinander verlötet sind (Fig. 7, Tafel II). Überkreuzungen der Ränder sind nur vereinzelt anzutreffen. Auf den ersten Blick würde man das Ganze für ein bindegewebiges Maschenwerk halten. Nervenfibrillen und Nervenzellen, die in den Maschenrändern vorkommen und diese fast ausschließlich bilden, schließen jeden Zweifel an der nervösen Natur aus.

Dieses Netz gleicht ganz dem Gitter, das Bethe in seiner Anatomie und Physiologie des Nervensystems beschreibt. Das Durchziehen der Fibrillen durch zwei aufeinanderfolgende Nervenzellen, wie es Bethe angibt, habe ich bei diesem Netze hier nicht beobachten können. Die großen Lumina der Maschen werden von feineren Fibrillenbündeln, in die oft die Fortsätze der Sinnesnervenzellen eintreten, und von feinsten Fasern (Fibrillen?) durchzogen, die mit den Maschenrändern zusammenhängen. In einigen Präparaten konnte ich bei diesem Netztypus die oben erwähnten Bindegewebszellkerne auch an den Maschenrändern bemerken, diese in regelmäßigen Abständen begleitend. Wahrscheinlich dürften sie überall an den breiten Maschenrändern vorhanden sein als Kerne der Bindegewebszellen, welche die Fibrillenbündel einhüllen; sie sind aber meist nicht zu sehen, da die Methylenblaufärbung nur ganz zufällig auch als spezifische Kernfärbung auftritt.

Die beiden letzterwähnten Netztypen gehören schon dem Eingeweidenervenplexus an, der gewöhnlich als selbständiges Nervenzentrum aufgefaßt wird, analog dem sympathischen Nervensystem der Wirbeltiere. Beide Netztypen sind voneinander nicht scharf abgeschlossen; Übergänge von einem zum anderen sind leicht zu finden, ebenso wie zwischen dem ersten Typus und dem an der Körperhaut vorkommenden gewöhnlichen Netz keine scharfe Grenze besteht, so daß der Eingeweidenervenplexus nur als besonders differenzierter Teil des gewöhnlichen basiepithelialen Netzes anzusehen ist, dessen weitgehende Differenzierung (Reichtum an Fibrillenbündeln und Nervenzellen) zum großen Teil zur Innervierung der Pharyngealmuskulatur dient.

Wir stoßen da auf eines der wichtigsten, aber auch dunkelsten Kapitel der ganzen Nervenlehre bei den Wirbellosen, auf die Frage nach der Innervation der glatten Muskulatur oder nach dem Zusammenhang zwischen Muskel und Nerv. Nur wenige Forscher dürfen sich rühmen, Licht in dieses dunkle Gebiet gebracht zu haben. Am besten und deutlichsten hat wohl Apáthy (1) diese

verwickelten Verhältnisse mit seiner Goldchloridmethode klargelegt und verständlich gemacht. Er zeigte nämlich, daß bei Hirudineen die Primitivfibrillen sich an die starken Muskelfasern eng anlegen und stellenweise in diese eindringen. Auch bei Oligochäten sind zwei Versuche zu verzeichnen, diesem schwierigen Problem näher zu treten. Sie rühren von G. Retzius (11) und F. Langdon (7) her, die mit der Golgimethode den Verlauf von Nervenfibrillen über Muskelfasern hin nachweisen konnten, womit die Lösung der Frage bei den Oligochäten wohl nur angebahnt, nicht aber selbst gegeben wurde.

Das gleiche Verhalten habe ich auch mit Methylenblau konstatieren können, da sich, wie erwähnt, Muskel und Nerv oft gleichzeitig färbten. Man sieht dann nicht nur Nerven- und Muskelfaser dicht beieinander durch lange Strecken parallel laufen, sondern auch mitten zwischen Muskelfasern Nervenfibrillen hin- und herziehen, die oft zwischen den Muskelfasern frei endigen. Ein Herantreten von Nervenfibrillen an Muskelfasern habe ich mit vollständiger Sicherheit nicht sehen können, wenn auch feine Protoplasmafäden oder Muskelfäserchen, die von einer dicken Muskelfaser ausgehen, Neurofibrillen leicht vortäuschen ließen. Da ich aber diese Fasern auf größere Strecken nicht verfolgen konnte, so legte ich ihnen auch keinen Wert bei. Doch glaube ich von anderer Seite der Muskelinnervation etwas näher zu kommen.

In der Mundhöhle kommen schräg gegen das Epithel ziehende ziemlich dicke Muskelfasern vor, die sich gegen das Epithel hin dichotomisch bis in feinste Muskelfibrillen aufteilen. Einzelne dieser feinsten Muskelfasern gehen direkt in die Neurofibrillenbündel des basiepithelialen Netzes über und entziehen sich hier nach meist kurzem Verlauf der Beobachtung. Ob diese Muskelfasern in den Fibrillenbündeln frei auslaufen oder ob sie, was wahrscheinlicher ist, mit den Neurofibrillen irgendwie in Verbindung treten, habe ich nach meinen Präparaten nicht entscheiden können. Dazu wären distinktere Methoden als Methylenblau notwendig, etwa Apáthys Goldchlorid oder Ramón y Cajals neuere Silbertinktionen.

III. Verhältnisse im Hautmuskelschlauch.

Von jedem Ganglion des Bauchmarks entspringen jederseits zwei starke Nerven, von denen der hintere ein Doppelnerv ist, der sich bald in zwei Stämme teilt. Diese ziehen schräg durch die ventrale Muskelplatte an der Grenze des akzessorischen Feldes und des Bauchfeldes gegen die untere Borste des ventralen Borstenpaares,

biegen zwischen der Längs- und Ringmuskulatur nach der Dorsalseite um, um dann an der Grenze der beiden Muskelschichten weiter zu laufen. Von dem hinteren Doppelnerv (der Doppelwurzel) zweigt noch ein schwächerer Nerv ab, der ganz nach rückwärts zieht und in der Nähe der intersegmentalen Furche verläuft. Der vordere Nerv der Doppelwurzel liegt ungefähr in der Mitte des Segmentes und gibt in seinem weiteren Verlauf Äste an die Borstenfollikel ab, die immer unmittelbar von dem Nerv gegen das Vorderende des Tieres zu gelegen sind. Alle diese Ringnerven laufen streng parallel mit den Segmentfurchen.

Im Gegensatz zu HESSE und LANGDON unterscheide ich vier Ringnervenpaare. Der erste Ringnerv gibt in der Muskelschicht einen Seitenast gegen die Ventralseite ab, der sich mit dem der Gegenseite verbindet. Auch von dem hinteren Nerven der Doppelwurzel und von dem von der Doppelwurzel nach rückwärts abzweigenden, kleinen Nerven (dem von den früheren Autoren übersehenen vierten Ringnerven) gehen Seitenäste ab, die aber mit den entsprechenden Ästen der Gegenseite nicht verbunden zu sein scheinen. Vom vierten Ringnerven ziehen oft feine Fasern nach rückwärts in den ersten Ringnerv des nächstfolgenden Segmentes hinein, wodurch eine Verbindung der nervösen Leitungsbahnen zweier Segmente auch in der Peripherie hergestellt ist. Die tief einschneidende intersegmentale Furche bildet somit keine Grenze der Leitung. Zwischen dem zweiten und dritten Ringnerven sind oft Anastomosen wahrzunehmen. Die auf der ersten Tafel dargestellte Skizze (Fig. 4) soll zur Erläuterung des Vorhergehenden und des Nachfolgenden dienen.

LANGDON hat mit Alaunkarmin eine beträchtliche Anzahl von bipolaren Ganglienzellen in den Ringnerven nachgewiesen. Die Zahl der Nervenzellen in jedem Ringnerven einer Seite schwankt nach ihrer Angabe von zwei bis acht. Über die Verteilung der Nervenzellen in den Ringnerven ergab die Methylenblaumethode genauere Resultate. Leider habe ich wegen der starken Pigmentierung der Dorsalseite nur die Ventralseite untersuchen können. Ich konstatierte zunächst eine regelmäßige Anordnung der Nervenzellen. Im ersten Ringnerven zählte ich jederseits bis in die Region der obersten dorsalen Borste je drei Nervenzellen, die an den gleichen Stellen in allen Segmenten wiederkehrten und in ihrer Lage mit je drei Nervenzellen des dritten Ringnerven übereinstimmten. Im mittleren Ringnerven sind hie und da in der Nähe des zu einem Borstenfollikel abgehenden Nerven Nervenzellen zu bemerken. Alle diese

Nervenzellen haben entweder eine spindelförmige Gestalt und sind dann bipolar (solche bipolare Nervenzellen sind übrigens in allen größeren Nervenstämmen nachzuweisen, so in den Hauptstämmen in unmittelbarer Nähe des Bauchmarks, in der Schlundkommissur, in den vom oberen und unteren Schlundganglion nach vorn abgehenden Nerven usw.) oder sie sind dreieckig und tripolar, zwei Fortsätze verlaufen dann im Nerv, der dritte viel kürzere Fortsatz senkrecht darauf, aber ebenfalls an der Grenze der beiden Muskellagen.

Vom mittleren Ringnerven geht, wie ich vorher erwähnt habe, zu jedem Borstenfollikel je ein Nerv ab. Der nach vorn ziehende umgreift ringförmig den Borstenfollikel und entsendet zahlreiche Äste, die sich zwischen den Borstenmuskeln bis in die feinsten Fasern auflösen und so eine reiche Innervation des ganzen Borstensackes darstellen (Fig. 9, Tafel II).

IV. Pharyngealganglion (Fig. 5, Tafel II).

Von der die Schlundganglien verbindenden Kommissur gehen in unmittelbarer Nähe des Gehirns (oberen Schlundganglions) drei dicke kurze Nervenstämme gegen den Ösophagus ab, die sich in einem dem Pharynx anliegenden Ganglienzellplexus aufteilen. Diese Ganglienzellmasse (Pharyngealganglion) ist zu beiden Seiten des Pharynx anzutreffen und besteht aus zahlreichen Nervenzellen mit einem bis drei Fortsätzen. Das Ganglion liegt in dem schon beschriebenen großlumigen Netz (Fig. 7, Tafel II) und ist von diesem nicht scharf abgegrenzt, sondern stellt nur eine dichtere Anhäufung zahlreicher Nervenzellen im Netz dar. Eine Bindegewebshülle, wie sie dem Zentralnervensystem zukommt, existiert also hier nicht. Die Fortsätze der Ganglienzellen gehen entweder in das Netz über oder ziehen durch die kurzen Nervenstämme in die Kommissur. Ein Teil der Fibrillen der drei Nervenstämme zieht in das obere Schlundganglion, ein anderer Teil entlang der Kommissur abwärts in das untere Schlundganglion. Die beiden Pharyngealganglien scheinen an der Dorsalseite miteinander durch einen Nerv verbunden zu sein und so einen an der Ventralseite unterbrochenen Nervenring um den Ösophagus zu bilden.

Zusammenfassung.

Die nervösen Elemente des Regenwurmepithels sind Sinnesnervenzellen, die entweder zu Sinnesorganen angeordnet sind oder

isoliert vorkommen, dann hie und da unipolare Nervenzellen und endlich die überall anzutreffenden superfizialen Nervenendigungen, die sich an der Oberfläche des Epithels ausbreiten und sich sehr stark verzweigen, Anastomosen bilden und in Beziehung zu Epithelzellen (direkte Verbindung mit Sinnesnervenzellen, freie Endigungen gegen Drüsenzellen zu) treten. In der Mundhöhle sind noch andere freie Nervenendigungen anzutreffen, die Kolbenfasern.

An der Basis des Epithels breitet sich das subepitheliale Netz aus, das zum Teil aus den Fortsätzen der Sinnesnervenzellen und den Nervenfasern der superfizialen Nervenendigungen besteht. In der Mundhöhle sind in diesem Netz bipolare Nervenzellen anzutreffen, die Fibrillen des Netzes sind hier meist zu Fibrillenbündeln vereinigt, denen oft Bindegewebskerne anlagern. Im hinteren Teile treffen wir hier ein Netz an, dessen Maschenränder verlötet sind. Eine dichte Anhäufung zahlreicher Ganglienzellen in diesem Netz ist das Pharyngealganglion. In den Fibrillenbündeln des Netzes verlaufen nicht selten die feinsten Fibrillen aufsteigender Muskelfasern (Innervation der Muskelfaser?). Im Hautmuskelschlauch sind vier Ringnerven nachzuweisen, von denen der erste und dritte regelmäßig angeordnete Nervenzellen enthält, der zweite (mittlere) an jeden Borstenfollikel einen Nervenast zur Innervation der Borstenmuskulatur abgibt.

Zum Schluß muß ich noch Stellung nehmen zu einer Theorie, die Lenhossék und Retzius aufgestellt haben. Lenhossék hat nämlich schon in seiner Arbeit über das sensible Nervensystem des Regenwurms (8) und dann noch bestimmter in seinem Lehrbuch (9) die Vermutung ausgedrückt, daß die Spinalganglienzellen der Wirbeltiere von Sinnesnervenzellen abzuleiten seien, wie sie der Regenwurm aufweist und wie sie bei den Wirbellosen überhaupt weit verbreitet sind. Die Spinalganglienzellen würden demnach phylogenetisch aus Sinnesnervenzellen hervorgegangen sein, die im Laufe der Zeit in die Tiefe gerückt sind, ihre Beziehung zur Oberfläche aber nicht aufgegeben haben, indem der äußere Fortsatz zu einer Faser auswächst, die ein im Epithel gelegenes, reich verzweigtes Endbäumchen (die freien Nervenendigungen der Wirbeltiere) bildet. Daß die Spinalganglienzellen der Wirbeltiere in Wirklichkeit nicht bipolar wie die Sinnesnervenzellen der Wirbellosen, sondern unipolar sind, ist nur ein scheinbares Hindernis für die Theorie, indem die Spinalganglienzelle in ihrem Jugendstadium tatsächlich bipolar ist und der distale Fortsatz sich erst später durch Herabrücken am Zellleib mit dem proximalen zu einem kurzen Hauptfortsatz vereinigt.

Im Gehörorgan hat sich übrigens der ursprüngliche bipolare Typus erhalten. RETZIUS (11, 12, 13) hat diese Theorie weiter ausgebaut indem er die bei Polychaeten und Mollusken vorkommenden Sinneszellen, deren Zellkörper schon unter dem Epithel liegen, als Brücke beider Extreme betrachtet. Solange gleichzeitig mit Sinnesnervenzellen vorkommende freie Nervenendigungen bei Wirbellosen nicht bekannt waren, hatte diese Theorie in der Tat viel Bestrickendes an sich. Denn die Entstehung der Spinalganglien durch Abspaltung vom Medullarrohr, ein Haupteinwand gegen die Theorie, konnte ja als caenogenetischer Vorgang ausgelegt werden. Als durch SMIRNOW die freien Nervenendigungen des Regenwurmes gefunden wurden, mußten sie mit dieser Theorie in Übereinstimmung gebracht werden.

Prof. HATSCHEK hat dies getan, indem er in einer Vorlesung über „Vergleichende Anatomie des Nervensystems der Wirbeltiere" (Sommersemester 1904) die Theorie dahin abgeändert hat, daß das distale Ende der Sinnesnervenzelle sich rückgebildet hat, der Nebenfortsatz der Sinnesnervenzelle mit seinen Seitenzweigen (den protoplasmatischen Fortsätzen v. LENHOSSÉKS), die beim Regenwurm einen Teil des basiepithelialen Netzes bilden, bei den Wirbeltieren zum distalen Fortsatz der Spinalganglienzelle mit den freien Nervenendigungen ausgewachsen ist. Später hat Prof. HATSCHEK auf Grund meiner Präparate mir gegenüber erklärt, daß die ganze Theorie überhaupt nicht mehr zu halten ist, da einerseits die freien Nervenendigungen des Regenwurmes mit den Fortsätzen der Sinnesnervenzellen gar nicht in Verbindung treten, sondern sich ganz getrennt von diesen in den absteigenden Nerven verfolgen lassen, andrerseits die freien Nervenendigungen bei Wirbellosen in verschiedenen Tierklassen nachgewiesen wurden (so bei Turbellarien von RINA MONTI, bei Cestoden von BLOCHMANN, bei Oligochäten von SMIRNOW, bei Polychäten von RETZIUS, Hirudineen von APÁTHY, Mollusken von HAVET, VERATTI, SMIDT und PARAVICINI usw.), so daß sie ganz gewiß ebenso primär sind wie die Sinnesnervenzellen selbst.

Beide Arten von nervösen Hautelementen haben sich bis auf die Wirbeltiere hinauf erhalten, die Sinnesnervenzellen in Resten, lokalisiert auf das Geruchsorgan, die freien Nervenendigungen aber in weiter Ausdehnung über die ganze Körperoberfläche. Es können demnach die Sinnesnervenzellen der Wirbellosen mit den Spinalganglienzellen der Wirbeltiere gar nicht verglichen werden, sondern höchstens die Ursprungselemente der freien Nervenendigungen der

Wirbellosen mit den Spinalganglienzellen der Wirbeltiere. Da aber jene noch nicht gefunden sind, so ist ein weiterer Ausbau dieses Vergleiches und der strenge Nachweis seiner Richtigkeit derzeit noch nicht möglich. Unsere nächste Aufgabe wird in der Erforschung jener uns noch unbekannten Zellen gegeben sein.

Literaturverzeichnis.

1. St. Apáthy: Das leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen. Mitteil. aus der zool. Station zu Neapel, XII. Bd.
2. Bethe: Allgem. Anatomie u. Physiologie des Nervensystems. 1903.
3. W. Flemming: Die haaretragenden Sinneszellen in der Oberhaut der Mollusken. Arch. f. mikrosk. Anat., V.
4. R. Hesse: Zur vergleichenden Anatomie der Oligochäten. Zeitschr. f. wiss. Z., Bd. 58.
5. — Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. Zeitschr. f. wiss. Z., Bd. 61.
6. F. Langdon: The Sense-Organs of Lumbricus agricola Hoffm. Preliminary Notice. (Anat. Anzeiger, Bd. X.)
7. — The Sense-Organs of Lumbricus agricola. Journal of Morphology, Bd. XI.
8. M. v. Lenhossék: Ursprung, Verlauf und Endigung der sensiblen Nervenfasern bei Lumbricus. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 39.
9. — Der feinere Bau des Nervensystems. 2. Aufl., Berlin.
10. G. Retzius: Die Smirnowschen freien Nervenendigungen im Epithel des Regenwurms. Anat. Anz., Bd. X.
11. — Das Nervensystem der Lumbricinen. Biol. Unt., N. F., Bd. III.
12. — Nervensystem der Polychäten. Biol. Unt., N. F., Bd. IV.
13. — Über die neuen Prinzipien einer Lehre von der Einrichtung des sensiblen Nervensystems. Biol., Unt., N. F., Bd. IV.
14. — Über sensible Nervenendigungen in den Epithelien bei Wirbellosen. Biol. Unt., N. F., Bd. IV.
15. — Zur Kenntnis des sensiblen und sensorischen Nervensystems der Würmer und Mollusken. Biol. Unt., N. F., Bd. IX.
16. A. Smirnow: Über die Nervenendigungen im Epithel des Regenwurms. Anat. Anz., Bd. IX.
17. Vejdovský: System und Morphologie der Oligochäten. Prag 1884.
18. W. Vignal: Recherches histologiques sur les centres nerveux de quelques invertébrés. Arch. de Zool. exp. Serie 2, T. I, J. 83.

Tafelerklärung.

Sämtliche Figuren mit Ausnahme von Fig. 4 sind mit dem Abbéschen Zeichenapparat von C. Zeiss bei Projektion auf die Höhe des Objekttisches von mir entworfen.

Tafel I.

Fig. 1. Basiepitheliales Nervennetz vom Prostomium. Zu dieser Zeichnung gehören noch die nebenstehende Fig. 2 und die auf Pausierpapier gezeichnete, mit Textfig. 1 identische. Die Kreuze bezeichnen die Hauptfortsätze der Sinnesnervenzellen, die selbst nicht mitgezeichnet wurden. Die mit *N* markierten Faserbündel geben die in die Tiefe steigenden Nerven an, die in Fig. 2 weiter ausgezeichnet wurden. Die mit dem Pfeil bezeichnete Faser (Mitte unten) *S. N.* ist eine aufsteigende Nervenfaser, die in die superfizialen Nervenendigungen übergeht, was wieder auf dem Pausierpapier zu sehen ist. Ölimm. Ok. 4. Tubuslänge 170 *mm*.

Fig. 2. Die in das basiepitheliale Netz (Fig. 1) aufsteigenden Nerven *(N)*, ein Teil des Netzes ist wieder mitgezeichnet worden, wie aus dem Vergleich beider Figuren zu ersehen ist. Ölimm. Ok. 4. Tubuslänge 170 *mm*.

Fig. 3. Große Nervenzelle aus der Kolbenfaserregion, ihre zahlreichen Verzweigungen beteiligen sich am Aufbau des basiepithelialen Netzes. Ölimm., eingeschobener Tubus, Ok. 2.

Fig. 4. Skizze für die Verteilung der vier Ringnerven *(1, 2, 3* u. *4)* und der Nervenzellen in einem Segment. Es ist nur die Ventralseite dargestellt. *V* u. *D* = ventrales und dorsales Borstenpaar. Vom mittleren Nerven *(2)* gehen Äste an die Borstenmuskulatur ab (Fig. 9, Tafel II). *V W* u. *H W* = vordere und hintere Nervenwurzel des Bauchmarks.

Tafel II.

Fig. 5. Pharyngealganglion. Unten die Kommissur, die nicht ausgezeichnet ist und an Breite der Länge der in ihr entspringenden drei Nerven gleicht, die zum Pharyngealganglion ziehen. Links oben ein Nervenast, der wahrscheinlich zum Pharyngealganglion der Gegenseite, dem linken, zieht. In der Zeichnung rechts sieht man den Übergang in das basiepitheliale Netz. Obj. 5, Ok. 2.

Fig. 6. Umschlagstelle des Epithels, um die an der Oberfläche unter der Cuticula verlaufenden superfizialen Nervenendigungen zu zeigen. *Sz* = Sinnesnervenzelle, *St z* = Stützzelle. *A* = Anastomosen zwischen den superfizialen Nervenendigungen. Die mit Pfeilen versehenen Fasern sind aufsteigende Fibrillen (freie Nervenendigungen der früheren Autoren), wobei der untere Pfeil die Basis des Epithels, der obere Pfeil das Umbiegen zur Oberfläche markiert. Ölimm. Ok. 2, eingeschobener Tubus.

Fig. 7. Basiepithеliales Netz mit weiten Maschen, deren Ränder verlötet sind, und meist bipolaren Nervenzellen *(b Nz)* und Sinnesnervenzellen *(Sz)*. Obj. 5, Ok. 4.

Fig. 8. Basiepitheliales Netz mit einem das Netz durchziehenden starken Nerven, der sich im Netz ganz aufteilt und in seinem Verlauf von regelmäßig angeordneten Bindegewebskernen *(K)* begleitet wird. Obj. 7, Ok. 4.

Fig. 9. Der vom mittleren Ringnerv *(II)* abgehende Nerv umspinnt den Borstensack; die Muskulatur ist weggelassen. Obj. 5, Ok. 2.

Fig. 10. Eine superfiziale Nervenfaser ist mit dem Kopf einer Sinneszelle, von dem die rätselhaften kurzen Fasern ausstrahlen, in direkter Verbindung. Ölimm. Ok. 4, eingeschobener Tubus.

Fig. 11. Aus einem Faserbündel austretende Kolbenfasern, in denen Fibrillen zu sehen sind. Ölimm. Ok. 4, Tubus eingeschoben.

Die weiblichen Geschlechtsorgane von Cypridina mediterranea Costa.

Von

Alfred Ramsch.

(Mit 1 Tafel.)

Wenn wir die anatomischen und histologischen Untersuchungen, die über *Cypridina mediterranea* gepflogen worden sind, einer Betrachtung unterziehen, so finden wir, daß dieselben über einige Details zwar recht genau und eingehend lauten, daß aber andere Verhältnisse teilweise oder ganz im unklaren sind; namentlich ist über die Geschlechtsorgane und speziell über die weiblichen trotz mehrfacher Untersuchungen bisher kein sicheres Resultat erzielt worden. Die Gründe, warum die Untersuchungen dieser Organe beständig scheiterten, scheinen nach meiner Ansicht nicht ferne zu liegen und namentlich in den technischen Schwierigkeiten, die die Präparation des Objektes und hauptsächlich die Herstellung brauchbarer Schnitte in den Weg stellen, zu suchen zu sein. Weil aber zur Untersuchung der Geschlechtsorgane von *Cypridina mediterranea* dünne und gute Schnitte unerläßliche Bedingung sind und diese infolge der später zu erwähnenden Schwierigkeiten sehr selten gelingen, andrerseits da ein Totopräparat infolge der relativ geringen Durchsichtigkeit des Tieres einen Einblick in die Organisation desselben nur wenig zuläßt, die Beobachtung sich hauptsächlich auf Schnitte beziehen muß, ist bei den Präparationsmethoden große Vorsicht und Genauigkeit notwendig und wird ein ziemlich großer Materialaufwand kaum zu vermeiden sein.

So war die nachstehende Arbeit, die ich auf Anregung meines verehrten Lehrers, des Herrn Prof. Dr. K. Grobben, im Sommer des Jahres 1904 begann, also dahin gerichtet, Klarheit zunächst über den anatomischen und histologischen Bau der weiblichen Geschlechtsorgane zu verschaffen, sowie über die ersten Stadien der

Eibildung Aufschluß zu geben. Die Untersuchungen ergaben einige Befunde, über die ich bereits im Juni vergangenen Jahres im „Zoologischen Anzeiger“ [1]) in Kürze berichtete; auf der 77. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte in Meran im September 1905 gab ich in einem Vortrage mit Demonstration meiner mikroskopischen Präparate in der Abteilung für Zoologie eine genauere Darstellung über den Gang und die Ergebnisse meiner Beobachtungen [2]); die ausführliche Schilderung derselben soll im nachstehenden folgen.

Von den Arbeiten, die über *Cypridina mediterranea* erschienen sind, ist als älteste wohl die von Costa zu nennen; an sie schließen sich jene von Claus, Sars, Garbini und G. W. Müller.

Costa [3]) beschreibt einzelne Arten der Gattungen *Cypris*, *Cypridina* und *Nesidua*. Er schildert bei *Cypridina mediterranea* die äußere Körperform, die Schale und die Extremitäten; unter anderem erwähnt er auch ein „organo di ritensione per le uova“, womit er den Putzfuß meint. Auch über den Darm weiß er einiges zu berichten und erwähnt die den Magen umhüllenden Pigmentzellen; vollkommen im Irrtum ist jedoch Costa, wenn er behauptet. daß *Cypridina mediterranea* parasitisch in Fischen lebe. Beim Sezieren einer *Scorpaena scrofa*, sagt er, fanden wir die ganze Abdominalhöhle oder besser gesagt das Peritoneum an jedem Punkte von diesen parasitischen Ostrakoden angegriffen, welche auf den ersten Blick wie kleine weiße Drüsen aussahen, die über die ganze Abdominalhöhle ausgestreut zu sein schienen; wir konnten deren 120 in allen Größen herausnehmen, keine aber von der Größe der Parasiten in Ophisurus; dies spricht dafür, daß diese Art eigentlich für das Mittelmeer charakteristisch ist und gewöhnlich parasitisch in Fischen lebt.

Mit Rücksicht auf diese Angaben muß ich erwähnen, daß ich selbst öfters in Pagellus verschiedene große Ostrakoden unter den Kiemendeckeln sowie im Magen gefunden habe, jedoch immer in totem Zustande. Sie dienen den Fischen zur Nahrung und gelangen mit dem Atemwasser an die Kiemen oder finden sich gelegentlich im Darmtraktus. Ihr angebliches Vorkommen in der Ab-

---

[1]) A. Ramsch, Die weiblichen Geschlechtsorgane von *Cypridina mediterranea*. Zool. Anz. XXIX., Nr. 4, pag. 133, Leipzig 1905.

[2]) Vgl. die Verhandlungen der 77. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte. Meran, September 1905.

[3]) O. G. Costa, Crostacei ed Aracnedi. Fauna del regno di Napoli, 1836 bis 1853.

dominalhöhle möchte ich wohl als eine zufällige Erscheinung auffassen.

CLAUS[1]) beschreibt die äußere Körperform und die Extremitäten; er ist ebenfalls der Ansicht, daß das letzte Gliedmaßenpaar (der Putzfuß) zum Festhalten der Eier unter den Schalenklappen diene. Er erwähnt auch bereits zwei dicht aneinanderliegende zylindrische Zapfen als Rudimente eines Gliedmaßenpaares, „deren Form bei noch nicht ausgewachsenen Weibchen an junge Extremitätensprosse erinnert“. Weiters gibt CLAUS an: „Über den Bau und die Bedeutung dieser Teile habe ich nicht vollkommen ins Klare kommen können, indessen schien es mir an den ausgebildeten Weibchen, als ob eine scharf gerandete ohrförmige Kontur des vorderen Höckers die Geschlechtsöffnung bedeute, während der länglich ovale Anhang auf einen Samenbehälter hinweist. Auch die Muskulatur des vorderen Höckers spricht für diese Deutung.“ In seiner 1873 erschienenen Arbeit[2]) macht CLAUS noch genauere Angaben über Schale, Extremitäten und beschreibt auch den Magen.

CLAUS widerspricht hier seiner in der ersten Arbeit dargelegten Ansicht, daß der Putzfuß zum Festhalten der Eier diene, und schließt sich der Meinung von FRITZ MÜLLER an, der nach Analogie dieses Beinpaares mit dem zweiten Beinpaar von *Cypris*, welches ZENKER als Putzfuß bezeichnet hatte, jenes mit demselben Namen belegt und ihm als Zweck ausschließlich die Reinigung der Schale einräumt. FRITZ MÜLLER[3]) beschreibt drei Arten der Gattung *Cypridina: C. Agassizii*, *C. Grubii* und *C. nitidula*. Er untersucht die Extremitäten, die Kiemen, das Herz und den Blutkreislauf; er erwähnt auch das Begattungsglied der Männchen und hält es für ein umgewandeltes zweiästiges Fußpaar wie CLAUS. Er beschreibt den Penis von *C. Agassizii* und *C. Grubii;* von den weiblichen Genitalextremitäten spricht er nichts. Genaueres weiß darüber CLAUS in der früher zitierten Arbeit zu berichten. Er beschreibt das Begattungsglied der Männchen, bezeichnet es aber nur als ein Hilfsorgan bei der Begattung und gibt Aufschluß über den Bau der männlichen Geschlechtsorgane. Die Samenelemente beschreibt

---

[1]) C. CLAUS, Über die Organisation der Cypridinen. Zeitschr. f. wissensch. Zool., XV, pag. 143, Leipzig 1865.

[2]) C. CLAUS, Neue Beobachtungen über Cypridinen. Zeitschr. f. wissensch. Zool., XXIII, pag. 211. Leipzig 1873.

[3]) FRITZ MÜLLER, Bemerkungen über *Cypridina*. Jenaische Zeitschr. f. Medizin und Naturwissenschaft. V, 1870, pag. 255.

er als rundliche Körner. Weniger klar ist Claus der Bau der weiblichen Genitaldrüse, wie aus folgendem hervorgeht: „Im weiblichen Geschlecht liegen die Ovarien und deren mit großen Eiern erfüllten Ausführungsgänge zu den Seiten des großen Magendarmes. Die beiden seitlichen Genitalhöcker bleiben kurz und sind für sich allein genommen als Gliedmaßen kaum erkennbar. Dieselben dienen allem Anscheine nach ebenfalls als Begattungs-, als Befruchtungsorgane, indem sie zugleich das Receptaculum seminis enthalten." Claus' „Untersuchungen zur Erforschung der genealogischen Grundlage des Crustaceensystems" enthalten zwar vortreffliche Abbildungen von *Cypridina*, doch dient die morphologisch-anatomische Darstellung des Tieres mehr theoretischen Zwecken behufs allgemeiner Vergleichung. [1])

In den Arbeiten von Sars[2]), die größtenteils systematischer Natur sind, werden nebst einer allgemeinen Charakteristik der Gattung *Cypridina* die Schale, Augen, Extremitäten, Ober- und Unterlippe und der Schwanzanhang von *Cypridina mediterranea* beschrieben; von den äußeren Geschlechtsanhängen meint Sars, sie hätten beim Weibchen fast dasselbe Aussehen wie bei *Asterope*, während der Kopulationsanhang der Männchen mehr kompliziert gebaut und auch stärker chitinisiert sei; man könne hier an jedem Anhang zwei terminale Lappen unterscheiden, aber jeder von diesen sei wiederum in mehrere Läppchen geteilt, und der äußere Lappen sei hakenförmig spitz gebogen. Die Hoden seien von ovaler oder eiförmiger Form, das Vas deferens wenig gekrümmt, in seinem unteren Teile beträchtlich, jedoch weniger stark als bei *Asterope*, erweitert. Auch Sars ist also über die Bedeutung der weiblichen Geschlechtsanhänge nicht ins Klare gekommen; von den Ovarien erwähnt er nichts.

Von größerem Interesse sind hier die histologischen Untersuchungen von Garbini[3]), dessen Material wie meines aus Triest

---

[1]) Claus, Untersuchungen zur Erforschung der genealogischen Grundlage des Crustaceensystems. Ein Beitrag zur Deszendenzlehre. Wien 1876.

[2]) G. O. Sars, Oversigt af Norges marine Ostracoder. Vid. Selsk. Forh. Christiania 1865, pag. 1. — G. O. Sars, Nye Bydrag til Kundskaben om Middelhavets Invertebratfauna. 4. Ostracoda mediterranea. Arch. Math. Naturv. Christiania. XII. 1887, pag. 173. — G. O. Sars, On some freshwater Ostracoda and Copepoda raised from dried Australian mud. Vid selsk. Forh. Christiania 1889, Nr. 8. — G. O. Sars, Oversigt af Norges Crustaceer med forelöbige Bemoerkninger over de nye eller minder bekjendte Arter. Vid. Selsk. Forh. Christiania 1890, Nr. 1.

[3]) A. Garbini, Contribuzione all'anatomia ed alla istiologia delle Cypridinae. Bulletino della Società entomologica italiana. XIX, Firenze 1887, pag. 35.

stammte. Er beschreibt die Extremitäten, den Verdauungsapparat, das Zentralnervensystem, die Sinnes- und Sexualorgane; besonders genau sind seine Untersuchungen über den histologischen Aufbau des Darmes. Von den Sexualorganen bespricht GARBINI ziemlich ausführlich die männlichen, weniger weiß er über die weiblichen zu berichten. Er schildert die Hoden und erwähnt, daß sie aus zwei Schichten gebildet sind, einer äußeren elastischen und einer inneren dicken (dem Epithel), deren zylindrische Zellen einen großen Kern haben; diese letzteren produzieren die Spermatozoen. Er beschreibt ferner die „canali efferenti", den Penis und die „zampe sessuali"; als solche bezeichnet GARBINI die zangenförmigen Teile des Genitalfußes; über die Ovarien und deren Ausmündung konnte er nicht mehr sehen als CLAUS beschrieben hat. Die Genitalfüße der Weibchen seien sehr kurz und dick und endigen mit zwei großen länglichen Drüsen, deren Mündung er nicht gesehen habe; der Inhalt dieser Drüsen werde gebildet von kleinen stark lichtbrechenden Kugeln, vermengt mit vielen nadelförmigen Kristallen.

Auch G. W. MÜLLER[1]), dessen Untersuchungen sich über alle Klassen der Ostrakoden erstrecken, beschreibt zwar die männlichen Geschlechtsorgane der Cypridiniden ziemlich genau, gibt aber über den weiblichen Genitalapparat nur wenig Aufschluß. Seine Angaben gehen dahin, daß die Ovarien zu beiden Seiten der Wand des Körpers dicht anliegen, daß sie aus einem Lager von Kernen mit dünnen Protoplasmahüllen und aus Eiern in verschiedenen Stadien der Reifung bestehen, ferner daß immer eine größere Anzahl von Eiern auf der gleichen Entwicklungsstufe sich befinde. Eine gemeinsame, das ganze Ovarium umgebende Hülle habe er nicht gefunden. Ebenso konnte es ihm nicht gelingen, den Eileiter zu verfolgen.

Mein Aufenthalt in Triest im Herbst des Jahres 1904 bot mir Gelegenheit, eine ziemlich große Zahl von Exemplaren von *Cypridina mediterranea* zu sammeln. Die Tiere sind im Hafen von Triest durchaus keine Seltenheit, doch nur an einzelnen Punkten desselben zu finden. Sie leben dort unmittelbar an der Wand der Moli in Tiefen von 2—5 *m*. Hierzu möchte ich bemerken, daß ich, auf die ökologischen Verhältnisse Rücksicht nehmend, der Angabe

[1]) G. W. MÜLLER, Die Ostrakoden des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. Fauna und Flora des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. XXI. Berlin 1894, pag. 129 u. 150.

Müllers widersprechen muß. Ich habe die Tiere niemals im Sand oder Schlamm gefunden, sondern immer nur zwischen Algen, namentlich *Ulva lactuca* und an Rotalgen versteckt. Auch im Aquarium zeigten sie niemals Lust, sich im Schlamm zu vergraben, sondern schwammen entweder munter umher oder saßen teilweise in den Schlupfwinkeln der Ulva, teilweise mit den Extremitäten verankert an den feinen Stämmchen der Rotalgen.

G. W. Müller teilt die Ostrakoden nach ihrem Aufenthalte ein in solche, die ausschließlich oder wenigstens vorwiegend frei schwimmen, also pelagische, und in solche, die sich ausschließlich oder vorwiegend am Meeresgrunde aufhalten. Die Cypridiniden rechnet er zu letzteren. Wenn er weiter angibt, daß es ihm nie gelungen ist, im Golf von Neapel Cypridiniden freischwimmend zu fischen, so möchte ich demgegenüber hervorheben, daß es mir oftmals gelang, im Hafen von Triest durch einen Zug mit dem Kätscher, ohne den Grund zu berühren, Cypridinen zu meiner Beute zählen zu können. Ich habe gegen 200 Exemplare von *Cypridina mediterranea* gesammelt, während G. W. Müller auf S. 206 seiner Arbeit angibt, überhaupt nur ein einziges lebendes Tier dieser Art erhalten zu haben. Was die Bewegung der Tiere anlangt, ist dieselbe, wie G. W. Müller ganz richtig angibt, ein gleichmäßiges Fortgleiten durch das Wasser, hervorgerufen durch einzelne Stöße der zweiten Antenne, welche sehr rasch aufeinanderfolgen, so daß man sie nicht unterscheiden kann.

Präparationsmethoden.

Zur Untersuchung der Objekte schlug ich folgende Wege ein:

Fixiert wurden die Tiere in Perényischer Flüssigkeit, in Sublimat-Alkohol, Sublimat-Eisessig, in Flemmingschem Gemisch, in Pikrinschwefelsäure (nach Kleinenberg) und endlich auch in einem Gemisch von Schwefeläther und absolutem Alkohol im Verhältnisse 5:1, wie G. W. Müller angibt. Empfehlen möchte ich jedoch davon nur die Behandlung mit Sublimat-Eisessig (im Verhältnis 10:1), welcher besonders in etwas erwärmtem Zustande sehr rasch eindringt, wonach man aber die Objekte sorgfältig in Jodalkohol auswaschen muß, und namentlich die Mischung von Schwefeläther und absolutem Alkohol, welche die Gewebe recht gut erhält. Auch Mischungen von Sublimat und Perényischer Flüssigkeit oder Sublimat und Pikrinsäure zu gleichen Teilen bei der Temperatur von 40—50° C geben gute Resultate.

Konserviert wurde in einem Gemisch von Glyzerin und 50%igem Alkohol zu gleichen Teilen mit Zusatz von einigen Tropfen Essigsäure.

Totopräparate färbten sich besser in Boraxkarmin als in Safranin. Geschnitten wurde in Paraffin. Die Schnitte (10—5 μ Dicke), die horizontal und quer geführt wurden, wurden mit Hämatoxylin (nach DELAFIELD) und Eosin (oder Säurefuchsin) behandelt.

Das Schneiden des Objektes bietet, wie schon eingangs erwähnt, einige Schwierigkeiten, auf die ich hier noch in Kürze aufmerksam machen möchte. Schon die Schale des Tieres bietet Hindernisse; da dieselbe aus Chitin und anorganischen Salzen (kohlensaurem Kalk und kohlensaurer Magnesia) besteht, so leistet sie beim Schneiden des Objektes in Paraffin dem Messer einen auf die Schnitte schädlich rückwirkenden merklichen Widerstand, der allerdings entweder durch Abpräparieren der Schale oder durch Entkalken derselben in einem Gemisch von konzentrierter Salpetersäure und 75%igem Alkohol (im Verhältnis 1 : 19), welches keinen schädlichen Einfluß auf die Gewebe ausübt, einigermaßen beseitigt werden kann. In viel höherem Maße sind bei der Herstellung von Schnitten die steifen Chitinborsten, die an den Extremitäten in großer Anzahl vorhanden sind, hinderlich, ein Übelstand, der wohl kaum anders als durch geeignete Aufstellung des Objektes im Paraffinblock gegen die Messerschneide, allerdings nur in sehr geringem Grade abzuschwächen ist.

Selbstverständlich konnte von der Untersuchung lebender Tiere sowie vom Zerzupfen der Objekte in Glyzerin nicht abgesehen werden.

Bei der Besprechung des Genitalapparates wollen wir der Übersicht halber die inneren und äußeren Organe getrennt behandeln.

Ovarium und Ovidukt. — Eibildung.

Ovarium.

Die Ovarien sind paarig und liegen zu beiden Seiten des Magendarmes (Fig. 1 *O*); ihre Größe ist verschieden je nach dem Ausbildungsstadium, auf welchem die darin befindlichen Eier stehen. Das Ovarium ist seitlich kompreß. Die der Außenseite des Tieres zugewendete Wand des Ovariums ist sehr zart, die der Medianebene zugekehrte dickere Seite zeigt das Keimlager; dasselbe ist synzytiell, da von Zellgrenzen nichts zu bemerken ist; es ist längs des ganzen Ovariums ziemlich gleichmäßig entwickelt; die Eibil-

dung geht somit längs dieser ganzen inneren Wand des Ovariums vor sich (Fig. 2). An dieser Wand sieht man nun medianwärts regelmäßig eine Reihe ausgebildeter Eier in mehr oder weniger entwickelten Stadien; jedes derselben ist von einem eng anliegenden, sich jedoch hie und da infolge der Behandlung mit Reagentien deutlich abhebendem Häutchen bedeckt, welches in die äußere Hülle des Ovariums übergeht und uns somit nichts anderes als die durch die Eier vorgedrängte Ovarialhülle vorstellt (Fig. 2). Die Eier drängen also im Verlaufe ihrer Entwicklung die ihnen eng anliegende, der Innenseite des Tieres zugekehrte Hülle des Ovariums bruchsackartig vor sich her und kommen so in Follikel zu liegen, wo sie ihre weitere Ausbildung erlangen. Diese Follikel besitzen kein Epithel, sondern es liegen die Verhältnisse ganz ähnlich, wie dies von Ludwig[1]) bei *Apus* beschrieben wurde, wo der Follikel von der bindegewebigen Ovarialhülle allein gebildet wird. Auch Balbiani[2]) hat bei *Tegenaria domestica* diesbezüglich ähnliche Angaben gemacht. Es ist nur hier im Gegensatze zu *Cypridina* gleichwie bei *Apus* im Ovarium ein Keimepithel und nicht ein Synzytium vorhanden; die Hülle der heranwachsenden Eier wird hier durch die Tunica propria des Ovariums bzw. außerdem durch eine kernlose Lage der sogenannten Peritonealhülle gebildet. „An der Basis des Eies lagern sich“, wie Balbiani angibt, „die Epithelzellen anfangs unregelmäßig, später jedoch in bestimmter Weise zur Bildung eines zelligen Stieles, welcher das Ei dauernd mit der Eierstockwand verbindet.“ „Nach beendigtem Wachstum gelangt das Ei wohl durch Einreißen des Stieles bzw. durch Auseinanderweichen seiner Zellen in die Eierstockhöhlung zurück.“ [3])

Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse auch bei *Cypridina*. Frühzeitig entwickeln sich die Verbindungen der Follikel mit dem Ovarium zu Stielen, die mehrere Zellen enthalten, welche wohl mit der Ernährung der Eizelle während ihres Wachstums zusammenhängen. In gleicher Weise dürfte auch die Rückwanderung des Eies nach vollendetem Wachstum aus dem Follikel in das Lumen des Ovariums ganz mit den Vorgängen bei *Tegenaria* übereinstimmen, indem auch hier wahrscheinlich die im Follikelstiel enthaltenen

---

[1]) H. Ludwig, Über Eibildung im Tierreiche. Arbeiten aus dem zoologisch-zootomischen Institut in Würzburg. I. Würzburg 1874.

[2]) Balbiani, Mémoire sur le développement des aranéides. Annales des sciences naturelles. Cinquième série. Tome XVIII. Paris 1873.

[3]) Aus Korschelt-Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allg. Teil, pag. 317.

Zellen auseinandertreten und so dem zur Ablage fähigen Ei den Durchgang in das Ovariallumen ermöglichen. Der Aufenthalt in demselben kann nur von äußerst kurzer Dauer sein, und ebenso muß das Passieren des Eies durch den Ovidukt sehr rasch erfolgen. da es mir trotz Untersuchung einer großen Anzahl von Exemplaren nicht ein einzigesmal gelungen ist, auch nur ein Ei im Ovariallumen oder im Ovidukt anzutreffen, weshalb ich der Ansicht von CLAUS[1]) widersprechen muß, der, wie eingangs erwähnt, angibt: „Im weiblichen Geschlecht liegen die Ovarien und deren mit großen Eiern erfüllte Ausführungsgänge zu den Seiten des großen Magendarmes.“ Wahrscheinlich liegt hier eine Täuschung in der Richtung vor, daß CLAUS die großen Eier in den Follikeln als für solche im Ovidukt befindliche ansah.

Histologie des Ovariums.

Die äußere Begrenzung des Ovariums bildet, wie bereits angedeutet, eine zarte Hülle; innerhalb derselben sieht man an der der Außenseite des Tieres zugewendeten Seite ein flaches Epithel mit spärlichen Kernen, während dieses nach der der Medianebene des Tieres zugewendeten Seite an Dicke bedeutend zunimmt und sich dort in das Keimlager fortsetzt. In diesem befinden sich die Ureizellen (Fig. 2 *UE*); zwischen ihnen bemerkt man hie und da einige Eizellen, die an Größe über erstere bedeutend hervorragen, deren Kerne bläschenförmig erscheinen und das Chromatin in feinerer Verteilung aufweisen. An manchen Schnitten scheinen nun diese Eizellen das Keimlager gleichsam von sich wegzuschieben, um sich einen Weg nach außen zu bahnen. Endlich finden wir noch ein drittes Stadium, die Eier in den Follikeln (Fig. 2 *E*). Dieselben sind entweder noch durch Stiele mit dem Keimlager verbunden oder die Stielzellen sind bereits infolge der Größenzunahme des Eies verdrängt und die Stiele nicht mehr deutlich erkennbar (Fig. 2). Immer liegt die Follikelwand dem Ei dicht an und ist daher kaum von ihm zu unterscheiden. Die Stiele enthalten mehrere Zellen (fünf und darüber), umschlossen von der äußeren Hülle des Ovariums, die sich direkt in den Follikel fortsetzt. Infolge stärkerer Ausbildung des Keimlagers kommt es oft vor, daß an manchen Schnitten das Lumen des Ovariums geschwunden ist und letzteres als kompakte Masse erscheint. Die Eier in den Follikeln habe

---

[1]) C. CLAUS, Neue Beobachtungen über Cypridinen. Zeitschr. f. wissensch. Zool. XXIII. Leipzig 1873.

ich auf zwei Ausbildungsstufen beobachtet; immer sind bei einem Exemplar sämtliche Eier auf der gleichen Stufe. Anfänglich sind dieselben verhältnismäßig klein und messen im Durchmesser 35 bis höchstens 50 μ (Fig. 2 *E*). Der bläschenförmige Kern enthält einen ansehnlichen kugeligen Chromatinnucleolus und außerdem kleinere Nucleolen im Kernsaft suspendiert. Durch Speicherung von Deutoplasma nehmen die Eier später an Volumen stark zu und erreichen eine Größe von 130—150 μ (Fig. 6 E_1). Das Ei enthält jetzt außer dem Eiprotoplasma eine ansehnliche Menge von Deutoplasma, das in kleineren und größeren Blättchen, Klümpchen und Schollen das Innere des Eies erfüllt; dieselben zeigen eine körnige Struktur. Ich möchte hier zugleich auf das auffallend starke Tinktionsvermögen dieser Dotterelemente hinweisen, die, nur kurze Zeit mit Eosin behandelt, sich intensiv rot färben. Das Keimbläschen liegt jetzt stark exzentrisch; es zeigt auch jetzt noch einen großen Keimfleck, der sich durch heftige Reaktion auf Kernfarbstoffe auszeichnet (Fig. 7 *K*). Die Volumsvergrößerung der Eier ruft natürlich auch eine Vergrößerung des Ovariums respektive des follikulären Teiles desselben nach sich, wodurch dieser in bezug auf seine Größe zu dem Teile hervortritt, der uns das Keimlager repräsentiert (Fig. 6). Hie und da bemerkt man in letzterem Eier, welche bezüglich ihrer Ausbildung solchen Eiern, die sich bereits in den Follikeln befinden, aber noch kein Deutoplasma aufgespeichert haben, sehr nahe stehen; diese erstgenannten könnten nun im Wachstum zurückgebliebene Eier der in den Follikeln gelegenen Serie, also den dotterreichen Eiern gleichalterig sein, oder sie könnten einer bereits im Heranwachsen begriffenen neuen Serie von Eiern angehören. Ich bin letzterer Ansicht; mein Schluß stützt sich zum Teil darauf, daß die großen Eier bereits ihre definitive Größe erlangt haben, wie man aus den abgelegten Eiern ersehen kann; wir haben also in den dotterhaltigen Eiern von der oben angegebenen Größe die ablagerungsfähigen Eier vor uns.

Das ganze Ovarium wird von allen Seiten vom Blut umspült, welches wie ja bei allen Crustaceen die Leibeshöhle erfüllt. Das Herz, welches sich an der Rückenseite des Tieres befindet, ist sackförmig, ähnlich gestaltet wie bei den Daphniden; das Blut ergießt sich direkt in die Leibeshöhle und ist in dem zwischen dem den Magendarm umgebenden blasigen Fettgewebe (Fig. 1 *FK*) und der Leibeswand gelegenen Teil, in welchen auch die Ovarien liegen, in größeren Quantitäten zu finden; dort bemerkt man auf gut konservierten Schnitten auch öfters geronnenes Blut (Fig. 1 *Bl*).

Ovidukt.

Das sackförmige Ovarium verjüngt sich allmählich gegen die Ventralseite, das Keimlager verschwindet; es sind also im unteren Teile beide Wände des Ovariums gleich ausgebildet. Dieselben zeigen ein flaches Epithel mit verhältnismäßig großen Kernen. Zugleich mit seiner Verengerung biegt das Ovarium sanft nach vorn um und geht hier direkt in den Ovidukt über; dieser ist seitlich kompreß und sehr eng, so daß er auf den Schnitten den Eindruck eines zarten Stranges macht; bei genauerer Beobachtung sieht man jedoch deutlich zwei Reihen von Kernen (Fig. 9). Die Wandteile liegen somit dicht einander an, so daß das Lumen des Oviduktes auf eine enge Spalte reduziert erscheint. Die großen Eier müssen also, um ins Freie gelangen zu können, denselben sehr stark erweitern. Der Ovidukt zieht in seinem weiteren Verlaufe ein wenig nach vorn zur Bauchseite hinab und mündet daselbst seitlich von der Medianebene vor dem After. Die Ausmündung der Ovidukte (Fig. 4 *OM*), die eine einspringende Falte darstellt und ebenfalls immer zusammengezogen ist, ist paarig im Gegensatze zu der einfachen männlichen Geschlechtsöffnung, in welcher der die beiden Vasa deferentia aufnehmende Ductus ejaculatorius mündet.

Wenn wir uns um ähnliche Verhältnisse im Bereich der Ostrakoden umsehen, so finden wir diese bei den Halocypriden; letztere sind es ja auch, welche den Cypridiniden verwandtschaftlich am nächsten stehen. Auch dort gelangen die herangewachsenen Eier, wie G. W. Müller angibt, in ähnliche Follikel und „haften wie eine Beere am Ovarium“; auch Stiele als Verbindungen der Eier mit dem Ovarium werden von Müller erwähnt. Nach seiner Darstellung erscheinen die „Beeren“ bei Halocypriden zuerst an der Grenze zwischen Eileiter und Ovarium, eine Tatsache, die ich bei *Cypridina* nicht konstatieren konnte.

Äußere Geschlechtsanhänge.

An der Stelle, wo bei den männlichen Tieren das Begattungsglied sich findet, bemerkt man beim Weibchen zwei Paare eigentümlicher Anhänge, von denen das eine Paar seit Claus allgemein als Receptaculum seminis betrachtet wurde.

Als Begattungsglied fungiert bei den männlichen Tieren ein Penis (Fig. 7), der schon von Claus[1]) richtig erkannt und später

[1]) C. Claus, Über die Organisation der Cypridinen. Zeitschr. f. wissensch. Zool. XV. Leipzig 1865.

von GARBINI[1]) und G. W. MÜLLER[2]) ausführlicher beschrieben wurde. Die männliche Geschlechtsöffnung liegt auf einem papillenartigen Vorsprung (Fig. 7 *P*); dieser wird zu beiden Seiten von je einem zangenartigen Gebilde („zampe sessuali“ nach GARBINI) überragt. Während CLAUS und G. W. MÜLLER die Gesamtheit der Papille und der zangenartigen Anhänge als Penis bezeichnen, reserviert GARBINI diesen Namen für den papillenförmigen Höcker, an dem der Ductus ejaculatorius mündet, und unterscheidet die beiden Zangen als „zampe sessuali“, wie auch CLAUS lieber diese Anhänge als Hilfsorgane bei der Begattung bezeichnet wissen will. Was ihre Entstehung aus einem oder zwei Gliedmaßenpaaren sowie die Homologisierung mit gleichwertigen Organen bei anderen Ostrakoden anlangt, darüber kann ich kein Urteil abgeben und verweise deshalb auf die diesbezüglichen Äußerungen G. W. MÜLLERS.[3])

Ein ganz homologes Organ findet man an derselben Stelle beim Weibchen, welches CLAUS bereits 1865 als mit der Begattung in Beziehung stehend richtig erkannt hatte (Fig. 9 und 5 *GH*). Er sagt an jener Stelle: „In einiger Entfernung vor dem Schwanzanhange erheben sich jederseits zwei dicht aneinander liegende zylindrische Zapfen, deren Form bei noch nicht ausgewachsenen Weibchen an junge Extremitätensprossen erinnert. Über den Bau und die Bedeutung dieser Teile habe ich nicht vollkommen ins Klare kommen können, indessen schien es mir an den ausgebildeten Weibchen, als ob eine scharf gerandete, ohrförmige Kontur des vorderen Höckers die Geschlechtsöffnung bedeute, während der länglich ovale Anhang auf einen Samenbehälter hinweist. Auch die Muskulatur des vorderen Höckers spricht für diese Deutung.“ In seiner späteren Arbeit spricht CLAUS[4]) die Meinung aus, daß die beiden Genitalhöcker, wie er diese Gebilde nennt, als Begattungsorgane dienen, „indem sie zugleich das Receptaculum seminis enthalten“. G. W. MÜLLER schließt sich der Ansicht von CLAUS an und charakterisiert das Receptaculum seminis bei *Cypridina* als „eine derbe

---

[1]) A. GARBINI, Contribuzione all'anatomia ed alla istiologia delle Cypridinae. Bul. Soc. Ent. Ital. Vol. XIX, Firenze 1887.

[2]) G. W. MÜLLER, Die Ostrakoden des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. Fauna und Flora des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. XXI. Berlin 1894.

[3]) Vergl. pag. 77 seines Werkes.

[4]) C. CLAUS, Neue Beobachtungen über Cypridinen. Zeitschr. f. wissensch. Zool. XXIII. Leipzig 1873.

Chitinkapsel, deren Eingang seitlich direkt neben dem Ausgang des Eileiters liegt".

Meine Beobachtungen ergaben, daß nur der zunächst der Medianebene gelegene Höcker (Fig. 9, 3 und 5 *GH*) als Genitalhöcker zu bezeichnen ist. Dieser weist ein Epithel auf, das in die Bauchwand des Tieres übergeht, an seiner Außenseite scheidet es eine dicke Schichte Chitin ab; das Innere des Genitalhöckers ist von Bindegewebe erfüllt und von Muskeln durchzogen. An der von der Medianebene abgewandten Seite sieht man an dem Höcker jederseits ein zweites Gebilde sitzen; es ist von ovaler, eiförmiger Gestalt und ist jener Teil, der von den früheren Autoren als Receptaculum seminis bezeichnet wurde (Fig. 3 und 5 *S*). Bei genauerer Betrachtung ergibt sich, daß dasselbe durchaus nicht den Bau der Haut des Tieres zeigt und weder in die Wand des Genitalhöckers noch in die Bauchwand direkt übergeht, vielmehr in die an dem Höcker sich vorfindende Furche (Fig. 9 und 5 *Fu*) mittelst eines Pfropfes hineingesteckt erscheint. Bei der histologischen Untersuchung erweist es sich als eine chitinige Kapsel, dicht gefüllt mit Spermatozoen; dieselben sind rundliche bis ovale Zellen, an einer Seite in eine kurze Spitze ausgezogen, so wie sie von Garbini beschrieben worden sind. Während man an dem Genitalhöcker unter der Chitinschichte ein deutliches Matrixepithel nachweisen kann, ist dies hier nicht möglich. Das Gebilde kann somit nur eine Spermatophore sein. Auffallend wenigstens für den Augenblick ist allerdings das regelmäßige Vorkommen von je einer Spermatophore an jedem Höcker bei den weiblichen Tieren; doch kann dies nicht als Einwand gelten; ich erinnere an eine ganz ähnliche Erscheinung, die sich bei parasitischen Copepoden zeigt: bei *Elythrophora*, einem Caligiden, der parasitisch an den Kiemen des Thunfisches lebt, konnte ich ebensowenig wie bei *Cypridina* beim Untersuchen einer großen Anzahl von Exemplaren ein einziges Weibchen auffinden, das der Spermatophoren entbehrt hätte: dieselben treten dort paarweise am Genitalsegment auf. Das regelmäßige Vorhandensein der Spermatophoren bei diesen Tieren läßt eben darauf schließen, daß die Paarung schon in sehr früher Jugend und offenbar häufig erfolgt. Mit der Tatsache, daß bei *Cypridina* die Übertragung des Spermas an das weibliche Tier durch Spermatophoren vermittelt wird, läßt sich auch der Bau des männlichen Begattungsapparates in Einklang bringen, der mit seinen zangenartigen Gebilden sehr zweckdienlich seiner Funktion angepaßt sein dürfte.

Wenn wir uns nun über die Funktion der Geschlechtsorgane ein Bild entwerfen, so kommen wir zu folgendem Resultat. Die Begattung geht mittelst Spermatophoren vor sich, und nicht, wie G. W. Müller[1]) vermutet, derart, daß die beiden Hälften des Penis sich zu einer Rinne falten und so die Überleitung der Samenfäden bewirken. Die Spermatophoren kommen offenbar dadurch zustande, daß in den untersten Teilen der Vasa deferentia sich Gruppen von Spermatozoen zu Paketen zusammenballen und von einer chitinigen Hülle umgeben werden. Die fertigen Spermatophoren dürften dann mit Hilfe der beiden Zangen am Penis (Fig. 7 *z*) an das weibliche Tier in zweifacher Zahl gebracht und daselbst mittelst eines wahrscheinlich aus den in den zangenförmigen Gebilden sich vorfindenden Drüsen gelieferten Sekretes an den Genitalhöckern befestigt werden. Wo und wie die Befruchtung erfolgt, bin ich nicht imstande anzugeben, da mir Beobachtungen in dieser Richtung vollkommen fehlen. Wahrscheinlich vollzieht sie sich außerhalb des Körpers des Tieres. Die befruchteten Eier gelangen in den Brutraum, der sich am Hinterende des Tieres bis hinauf zum Rücken zwischen den Schalenklappen erstreckt. Bei diesem Transporte, den ich, obwohl es sehr interessant wäre, zu beobachten leider auch nicht Gelegenheit hatte, dürfte außer der Furca wohl auch der Putzfuß, das letzte Extremitätenpaar, eine Rolle spielen, wie dies schon Costa[2]) vermutete. Im Brutraum machen die befruchteten Eier, die sich daselbst in ziemlich großer Zahl aneinandergedrängt vorfinden, die Embryonalentwicklung durch. Auch diese geht wie überhaupt die gesamte Entwicklung der Eizelle in Serien vor sich, und es verlassen somit eine Anzahl junger Cypridinen gleichzeitig den Brutraum.

Wenn ich zum Schlusse meine eigenen Beobachtungen nochmals in Kürze zusammenfasse, so kann dies in folgender Weise geschehen:

Ovarium und Ovidukt sowie die weibliche Geschlechtsöffnung sind paarig. Die Ovarien liegen zu beiden Seiten des großen Magendarmes und gehören zum Typus der Sackgonaden. Ovarium und Ovidukt sind seitlich kompreß; das Keimlager, nur an der der Medianebene des Tieres zugewendeten Seite des Ovariums entwickelt, ist synzytiell. Die Eier kommen aus dem Keimlager durch Vorbuchtung der Ovarialhülle in Follikel zu liegen, wo sie ihr

---

[1]) Vergl. pag. 130 seines Werkes.

[2]) Vergl. pag. 5.

weiteres Wachstum durchmachen. Nach Beendigung desselben gelangen sie in das Ovariallumen zurück und durch den Ovidukt sehr rasch in den Brutraum. Der ganze Prozeß verläuft serienweise. Die Übertragung des Spermas erfolgt durch eiförmige Spermatophoren, vermutlich auf die oben beschriebene Weise. Ein Receptaculum seminis liegt nicht vor.

Zum Schlusse kann ich nur noch der angenehmen Verpflichtung nachkommen, meinem verehrten Lehrer, dem Herrn Professor Dr. K. Grobben für die Überlassung eines Arbeitsplatzes und die liebenswürdige Unterstützung bei meiner Arbeit, dem Herrn Prof. Dr. C. I. Cori, Direktor der k. k. zoologischen Station in Triest, für die gütige Hilfe beim Beschaffen meines Materials sowie den Herren Prof. Dr. Th. Pintner und Dr. M. Stenta für ihre freundlichen Ratschläge meinen innigsten Dank auszusprechen.

Tafelerklärung.

Alle Figuren sind mit der Kamera gezeichnet.

Fig. 1. Horizontalschnitt durch die hintere Körperhälfte einer weiblichen *Cypridina mediterranea* (Schale nicht dargestellt). Oc. 4, Obj. 3 eingez. Tubus. *DL* Darmlumen, *DE* Darmepithel, *P* Pigmentzellen um den Darm, *FK* Fettkörper, *O* Ovarien, *Bl* geronnenes Blut.

Fig. 2. Horizontalschnitt durch das Ovarium. Oc. 4, Obj. 5 eingez. T. *Oe* Ovarialepithel, *Kl* Keimlager, *Ue* Oogonien im Keimlager, *Ol* Ovariallumen, *E* Eier in den Follikeln *Fo.*

Fig. 3. Genitalhöcker im Schnitt. Oc. 4, Obj. 3 eingez. T. *Bw* Bauchwand, *GH* Genitalhöcker, *S* Spermatophore.

Fig. 4. Teil der hinteren Körperregion im Horizontalschnitt. Oc. 4, Obj. 3 eingez. T. *Da* Darm, *P* Pigmentepithel, *FK* Fettkörper, *Bl* geronnenes Blut, *Bw* Bauchwand, *OM* Oviduktmündung.

Fig. 5. Genitalhöcker in seiner natürlichen Lage. Oc. 2, Obj. 5 eingez. T. *GH* Genitalhöcker mit Furche *Fu*, in welche die Spermatophoren *S* hineingesteckt sind.

Fig. 6. Horizontalschnitt durch das Ovarium im Zustande der höchsten Gravidität. Oc. 4, Obj. 5 eingez. T. *Ol* Ovariallumen, E_1 dotterreiche ablagerungsfähige Eier, *Do* Dotterplättchen. *K* Keimbläschen (exzentrisch). E_2 Eier im Keimlager, *Bl* geronnenes Blut.

Fig. 7. Männlicher Geschlechtsanhang. Oc. 3, Obj. 3, T. 16·0. *Dr* Drüsen, *Z* Zangen, m_1 Muskel zum Öffnen, m_2 Muskel zum Schließen des beinartigen Anhanges, m_3 Zangenschließer.

Fig. 8. Schnitt durch den Ovidukt. Oc. 4, Obj. 5 eingez. T. *Tr* Übergang des Ovariums in den Ovidukt, *L* Lumen des Oviduktes als einfache Kontur erscheinend, *E* angeschnittenes Ei im Follikel.

Fig. 9. Hintere Körperregion einer weiblichen *Cypridina*, Oc. 4, Obj. 3 eingez. T. *F* Furca, *Da* Darm, *a* After, *GH* Genitalhöcker mit Furche *Fu*, Mx_3 schwingende Platte (Exopodit) der 3. Maxille (6. Extremität), nur zum Teil dargestellt.

Zur Kenntnis der Dekapodenspermien.

Von

Prof. Karl Grobben

(Wien).

(Mit einer Tafel.)

Unsere Kenntnisse vom Bau, der Formenmannigfaltigkeit und der Entwicklung der so abweichend und verschieden gestalteten Dekapodenspermien haben im Laufe der letzten 20 Jahre sowohl extensiv als intensiv große Bereicherung erfahren. Zu diesem Fortschritte trugen die weitere Ausbildung der technischen Hilfsmittel behufs Erforschung feinerer histologischer Strukturverhältnisse und die Erweiterung der Kenntnisse vom feineren Bau der Zelle bei. Ich verweise hier auf die Arbeiten von Nussbaum[1], Gilson[2], Herrmann[3], Sabatier[4], Brandes[5], Labbé[6] und Koltzoff[7]. Die letztgenannte Abhandlung bietet für mich, der ich selbst im Jahre 1878 eine ausführliche Untersuchung über dieses Thema

---

[1]) M. Nussbaum, Über die Veränderungen der Geschlechtsprodukte bis zur Eifurchung; ein Beitrag zur Lehre der Vererbung. Arch. f. mikroskop. Anatomie, Bd. XXIII, 1884.

[2]) G. Gilson, Étude comparée de la Spermatogénèse chez les Arthropodes (Seconde partie). Crustacés. Chilognathes. Scolopendrides. La Cellule, t. II, 1886.

[3]) G. Herrmann, Notes sur la structure et le développement des Spermatozoïdes chez les Décapodes. Bull. scientif. de la France et de la Belgique, t. XXII, 1890.

[4]) A. Sabatier, De la Spermatogénèse chez les Crustacés Décapodes. Travaux de l'Inst. de Zool. de Montpellier, 1893.

[5]) G. Brandes, Die Spermatozoen der Dekapoden. Sitzungsber. d. Akademie Berlin, 1897. Derselbe, Die Einheitlichkeit im Bau der tierischen Spermatozoen. Verhandl. d. Deutschen Zool. Ges., 1897.

[6]) A. Labbé, La maturation des Spermatides et la constitution des Spermatozoides chez les Crustacés Décapodes. Arch. Zool. expérim., 4. sér., t. II, Notes et Revue, 1904.

[7]) N. K. Koltzoff, Studien über die Gestalt der Zelle. I. Untersuchungen über die Spermien der Dekapoden etc. Arch. f. mikrosk. Anatomie, Bd. LXVII, 1906.

publizierte[1]), willkommenen Anlaß, einige weitere, von mir inzwischen bei einem Aufenthalte in Messina im Jahre 1878 und in Triest beobachtete Spermatozoenformen von Dekapoden bekannt zu machen, die, soweit meine Kenntnis der Literatur reicht, bisher nicht beschrieben worden sind und in morphologischer Beziehung einiges Interesse bieten.

Die im folgenden zu gebenden Beschreibungen und die Abbildungen von Spermien beziehen sich stets auf das lebende Objekt, das auch mit Rücksicht auf die hier berührten Fragen in erster Linie in Betracht kommt.

In meiner zitierten Abhandlung[2]) habe ich bei der allgemeinen Betrachtung über die Gestaltverschiedenheit der Dekapodenspermien zwei Tatsachen hervorgehoben: „und zwar sind die Spermatozoen der Verwandten einander ähnlich und ähneln einander um so mehr, je näher die Tiere verwandt sind und umgekehrt.“ Es kann somit der für die Samenkörperchen der Vertebraten gemachte Ausspruch R. Wagner's als vollinhaltlich auch für die Spermatozoen der Dekapoden geltend unterschrieben werden: daß „in den Samentieren sich immer ein bestimmter Klassencharakter ausspricht und es möglich ist, daß die spezifische Verschiedenheit selbst bis auf die Arten fortgeht.“ Weiter verwies ich auf die interessante Tatsache, „daß die Spermatozoen des Brachyuren *Ethusa* Stadien durchlaufen, die mit denen der reifen Galatheenspermatozoen Ähnlichkeit haben“.

Koltzoff gelangt zu einer gleichen Betrachtung und nimmt eine systematische Gruppierung der Spermien der Dekapoden vor.

Während zwischen den meisten Spermientypen der Dekapoden gewisse Übergänge sich bieten, sind einige Spermienformen, wie die nagelförmigen Spermien der *Macrura natantia*, von jenen der übrigen Dekapoden scharf geschieden geblieben, da bisher eine Übergangsform nicht bekannt geworden ist. Als Ergänzung zu den bis jetzt existierenden Angaben möchte ich noch hinzufügen, daß auch die Spermien des von mir während eines Aufenthaltes in Messina im Jahre 1878 untersuchten *Pandalus narwal* die Nagelform zeigen (Fig. 2). Sie erinnern am meisten an die von mir abgebildeten Spermien von *Alpheus ruber*. Wie dort ist der spitze Fortsatz ziemlich kurz; abweichend jedoch von jenen erscheint der scheibenförmige

---

[1]) K. Grobben, Beiträge zur Kenntnis der männlichen Geschlechtsorgane der Dekapoden nebst vergleichenden Bemerkungen über die der übrigen Thorakostraken. Arbeit. d. zool. Inst. zu Wien, Bd. I, 1878.

[2]) Grobben, l. c. pag. 41.

Körper des *Pandalus*-Spermiums an der dem Fortsatze gegenüberliegenden Seite nicht plan, sondern etwas vorgewölbt.

Eine Übergangsform zwischen der Spermienform der *Macrura natantia* und jener der übrigen Dekapoden lernte ich in den Spermien der selteneren, in mancher Beziehung ursprüngliche Charaktere aufweisenden Caridide *Pasiphaea sivado* kennen, in denen die Charaktere beider Spermientypen vereinigt erscheinen.

Das Spermium von *Pasiphaea sivado* (Fig. 1) ist nagelförmig, der Körper linsenförmig, der spitze mittlere Fortsatz mittellang. Außer diesem für die *Macrura natantia*, soweit bis jetzt die Kenntnisse reichen, charakteristischen Fortsatz sind am Scheibenrande noch 10—12 kurze Seitenstrahlen vorhanden, die mit breiter Basis entspringen und in eine scharfe Spitze auslaufen. Sie sind, wie die Seitenansicht des Spermiums zeigt, schwach hakenförmig gegen die von dem mittleren Fortsatz abgekehrte Seite hin gekrümmt. Bei der Betrachtung des *Pasiphaea*-Spermiums von der Fortsatzfläche (Fig. 1 *b*) zeigt sich eine Streifung von großer Regelmäßigkeit, die auf eine Fadenstruktur hinweist. Diese Streifen verlaufen von der Basis des medianen Fortsatzes in divergierenden Bündeln zu den Seitenstrahlen, in denen sie bis zur Spitze wieder konvergierend zu verfolgen sind. Doch auch zwischen den Seitenstrahlen ist eine gleiche, wenngleich weniger hervortretende radiäre Streifung zu erkennen. Einer Homologisierung dieser Seitenstrahlen mit jenen bei den Spermien der übrigen Dekapoden steht wohl nichts im Wege.

Von den Spermien der *Macrura reptantia* sind die von *Nephrops norvegicus* bisher nicht beschrieben worden. Ich hatte Gelegenheit, sie gelegentlich eines Aufenthaltes in Triest zu beobachten (Fig. 4). In ihrer allgemeinen Ausbildung schließen sie sich an jene von *Homarus* an, unterscheiden sich jedoch durch die spezielle Formgestaltung der einzelnen Teile. Die Schwanzkapsel ist langgestreckter und schmäler als beim Hummerspermium; sie zeigt am freien Ende ein dunkleres Knöpfchen. Der Kopf (Mittelzapfen Grobben) ist abgerundet, zeigt oberflächlich eine körnelige Struktur und stimmt im allgemeinen mit jenem des Hummerspermiums überein. Wo beide genannten Teile zusammenstoßen, entspringen von einem etwa ringförmigen Mittelteil (Hals) drei feine, schwach gebogene Strahlenfortsätze.

Somit kommt in der besonderen Gestalt der Spermien die nahe Verwandtschaft zwischen Hummer und *Nephrops* zum Ausdrucke.

Gleiches gilt vom Spermium des Brachyuren *Xantho rivulosus*. Das bis jetzt nicht abgebildete reife Spermium dieses Krebses zeigt

den Typus des Brachyurenspermiums (Fig. 5). Die Schwanzkapsel ist abgeflacht, im Äquator derselben geht eine schirmförmige Plasmamembran ab, die am Rande in eine wechselnde Zahl (10—14) verschieden langer Strahlenfortsätze ausläuft; auch ist die Anordnung der Strahlen keine regelmäßige. In ihrer speziellen Form erinnern die Spermien von *Xantho* am meisten an die von mir abgebildeten von *Portunus depurator*.

In zweifacher Hinsicht verdienen die Spermien des Notopoden *Homola spinifrons* (Fig. 3) besprochen zu werden. Die Schwanzkapsel dieser Spermien ist flach, laibförmig und weist in der Mitte eine kleine knopfförmige Erhöhung auf. An der flachen, der erwähnten Erhöhung gegenüberliegenden Seite geht ein langer, fadenartiger Anhang ab, der an seinem Ende in der Regel etwas geschweift ist; er entspricht dem Kopf (Mittelzapfen). An dem Übergange der beiden genannten Teile entspringen drei spitze, lange Seitenfortsätze, die fast horizontal unter gleichen Winkeln vom Spermium abstehen.

Das Spermium von *Homola* bietet in morphologischer Beziehung einiges Interesse. Während die Spermien der übrigen Notopoden, soweit bis jetzt bekannt, keinen Mittelzapfen (vorspringenden Kopf) besitzen, tritt bei *Homola* ein solcher auf. Auch der Ursprung der Seitenstrahlen unterhalb der Schwanzkapsel ist eine Eigentümlichkeit, die an die Verhältnisse der Paguriden- und Galatheidenspermien erinnert und bei den typischen Brachyurenspermien nicht zu finden ist. Eine Übergangsform bieten uns die Spermien von *Dromia* und *Ethusa*, bei welchen die drei Seitenfortsätze gleichfalls unterhalb der Schwanzkapsel von einem Fortsatze, den ich seinerzeit als „Strahlenträger“ bezeichnete, abgehen, ein vorspringender Kopf (Mittelzapfen) jedoch fehlt.

Ich möchte mit diesem Hinweis auf die Pagurenspermien die Beschreibung des Spermiums von *Pagurus calidus* (Fig. 7) verbinden. Dasselbe wurde zwar von Gilson und Sabatier bereits auch abgebildet, doch geben die Figuren der genannten Autoren kein Bild des unveränderten lebenden Spermiums. Die Schwanzkapsel des frischen Spermiums ist sehr hoch, nach oben verbreitert und an diesem Ende mit einer Spitze versehen; am entgegengesetzten Ende der Schwanzkapsel findet sich eine körnige Platte, an die sich ein langer, schmaler, verschieden gewellter Mittelzapfen anschließt, während von deren Peripherie drei kurze, wie Stachel aussehende Seitenfortsätze ausgehen. In der speziellen Gestaltung der Teile ist die Verschiedenheit von den Spermien der Gattungen *Eupagurus* und *Paguristes* zu bemerken.

Spermien von *Homola cuvieri* wurden von KOLTZOFF abgebildet; sie zeigen die gleichen Eigentümlichkeiten, die bereits für die *Homola spinifrons*-Spermien hervorgehoben wurden. Der Beschreibung KOLTZOFFS vermag ich indessen insofern nicht beizustimmen, als KOLTZOFF den mittleren Fortsatz nicht unterscheidet, sondern den übrigen drei Seitenfortsätzen beizählt.[1]) Sollen auch die Angaben von KOLTZOFF nicht angezweifelt werden, daß alle vier Fortsätze des *Homola*-Spermiums Kernteile enthalten — eine Angabe, deren Prüfung mir jetzt mangels des notwendigen Materiales nicht möglich ist — und sich in dieser Hinsicht untereinander gleich verhalten, so gebührt dennoch dem unpaaren mittleren Fortsatze eine besondere Stellung. Er besitzt eine andere morphologische Wertigkeit, indem er dem Kopffortsatz (Mittelzapfen) der Paguriden- und Galatheidenspermien entspricht; die Seitenfortsätze hingegen müssen, obgleich sie Kernteile enthalten, den Seitenfortsätzen (Seitenstrahlen) der letztgenannten Spermien verglichen werden, sind ihnen zweifellos homolog, wie dies auch KOLTZOFF mit Recht annimmt.[2])

Das Auftreten eines Mittelzapfens (Kopffortsatzes) bei den Spermien von *Homola* ist eine atavistische Erscheinung. Es verdient hierbei die interessante Tatsache hervorgehoben zu werden, daß in der Gruppe der Brachyuren der gleiche Rückschlag noch zweimal unter den bis jetzt bekannt gewordenen Spermienformen auftritt, nämlich bei *Herbstia condyliata*, deren Spermien KOLTZOFF abbildet und bei *Pilumnus hirtellus*. *Herbstia* gehört in die Gruppe der Oxyrhynchen, deren Spermien sonst durch zahlreiche Seitenfortsätze ausgezeichnet sind. Die *Herbstia*-Spermien dagegen besitzen bloß drei Seitenfortsätze, außerdem aber nach KOLTZOFF einen „Stachel“ — das zugespitzte Vorderende des Kopfes —, der wohl nur als Homologon des Kopffortsatzes (Mittelzapfens) aufzufassen ist; in beiden Charakteren zeigt sich ein Rückschlag auf die phyletisch älteren Spermatozoentypen (vgl. z. B. Spermien von *Homarus, Pagurus, Galathea*). Bei den Spermien von *Pilumnus*, der den Cyclometopen angehört, tritt nur mehr die Dreizahl der Seitenfortsätze hervor, wogegen die Spermien der Verwandten zahlreiche Seitenfortsätze aufweisen. Ein Kopffortsatz (Mittelzapfen) fehlt zwar am ausgebildeten *Pilumnus*-Spermium, ist aber noch in den Entwicklungsstadien der Spermien nachweisbar. Diese

[1]) KOLTZOFF, l. c. pag. 446. „Die Spermien von *Dromia* sind mit drei kurzen, die von *Homola* mit vier langen Kopffortsätzen versehen“ etc.

[2]) KOLTZOFF, a. a. O. pag. 412; ein Widerspruch allerdings auf pag. 424.

Eigentümlichkeiten des *Pilumnus*-Spermiums wurden von mir bereits in der zitierten Abhandlung[1]) hervorgehoben und zu erklären versucht: „Das merkwürdige Zusammentreffen dieser beiden Verhältnisse dürfte als eines mit dem anderen entstanden durch korrelativen Rückschlag zu erklären sein."

Einen ursprünglicheren, wohl auch als Rückschlagsform zu deutenden Typus zeigt das Spermium eines von mir in Messina untersuchten Oxyrhynchen, einer *Pisa* nicht näher bestimmten Spezies (Fig. 8). Die Schwanzkapsel ist hier, von der Fläche gesehen, kreisrund, in seitlicher Ansicht ziemlich flach. Die in Vier- bis Fünfzahl auftretenden Seitenstrahlen entspringen von einem schmalen Plasmasaum an der etwas gewölbteren Kopfseite der Schwanzkapsel, was an die Verhältnisse des Spermiums von *Dromia* erinnert und sonst bei Oxyrhynchen bisher nicht beobachtet wurde.

Im Anschluß an die soeben beschriebenen Fälle sei noch auf das gelegentliche Vorkommen von mit drei Seitenstrahlen versehenen Spermien bei *Portunus corrugatus* hingewiesen. Die Spermien dieses Krebses (Fig. 6) besitzen eine etwas kegelförmig gestaltete Schwanzkapsel; an der breitesten Stelle derselben gehen von einer breiten Randmembran breite Seitenfortsätze verschiedener oder auch gleicher Größe ab. Ich beobachtete fünf gleichgroße, häufiger drei größere und ein bis zwei kleinere Seitenfortsätze, zuweilen bloß drei gleichgroße, unter gleichen Winkeln abgehende Seitenfortsätze. Ein Spermium, wie das zuletzt beschriebene, erinnert lebhaft an jenes von *Pilumnus*. Vielleicht haben wir es in diesem gelegentlichen Auftreten von drei Seitenstrahlen beim Spermium von *Portunus corrugatus* gleichfalls mit einer Rückschlagserscheinung zu tun.

Spermien von *Portunus corrugatus* hat bereits Kölliker[2]) abgebildet und für dieselben das Vorkommen von 2—3 Seitenstrahlen angegeben. Ich habe seinerzeit[3]) bezweifelt, daß der von Kölliker als *Portunus corrugatus* aufgeführte Kruster ein Portunide sei und die Meinung ausgesprochen, derselbe wäre mit Rücksicht auf die Dreizahl und die Länge der Seitenstrahlen bei den Spermien ein *Pilumnus*. Nach meinen späteren Untersuchungen kann ich heute diesen Zweifel nicht mehr aufrecht erhalten.

---

[1]) Vgl. Grobben, l. c. Fig. 14, Taf. IV und pag. 32.

[2]) A. Kölliker, Die Bildung der Samenfäden in Bläschen als allgemeines Entwicklungsgesetz. Neue Denkschr. d. allgem. Schweizer. Gesellsch. f. d. gesamten Naturwissensch., Bd. VIII, 1847.

[3]) K. Grobben, a. a. O. pag. 49.

Ein reifes Spermium von *Portunus corrugatus* findet sich bei KOLTZOFF abgebildet; es entspricht der von mir häufiger beobachteten Form.

Zum Schlusse noch einige Bemerkungen über die Spermien von *Palinurus* und *Scyllarus*. Die Spermien dieser der Loricatenfamilie angehörigen Dekapoden scheinen mir, wie schon SABATIER[1]) rücksichtlich der Spermien von *Palinurus* bemerkte, einfacher gebaut zu sein als die der übrigen Reptantia, bedürfen jedenfalls noch näherer Untersuchung. Leider bin ich nicht in der Lage, eine detaillierte Beschreibung der Loricatenspermien zu geben, doch sollen die von mir bei einem Aufenthalt in Neapel angefertigten Zeichnungen der lebenden Spermien von *Scyllarus arctus* mit einer kurzen Beschreibung hier Platz finden. *Scyllarus*-Spermien wurden bereits von SABATIER, in neuester Zeit von KOLTZOFF abgebildet, doch weichen meine Bilder etwas ab.

Das Spermium von *Scyllarus arctus* (Fig. 9) zeigt einen hellen, breiten, wie die Seitenansicht erkennen läßt, kappenartig entwickelten, in der Mitte kuppelförmig vorspringenden Teil und einen schmäleren, kegelförmigen Abschnitt. Ersterer erscheint blasig, durchsichtig, letzterer etwas körnelig und enthält einen stärker lichtbrechenden kuchenförmigen Körper. An der Grenze beider Abschnitte entspringen von einem Körnerkranz vier bis fünf dünne Seitenstrahlen. Ohne nähere Untersuchung mittelst der neueren Tinktionsverfahren bin ich nicht imstande zu entscheiden, welcher Teil der Schwanzkapsel entspricht, doch wäre ich unter Berücksichtigung der von SABATIER gegebenen Bilder geneigt, den blasigen Abschnitt dafür zu halten. Sei es nun, daß dieser oder der stark lichtbrechende Körper als Schwanzkapsel zu deuten wäre, immer erscheint, nach meinen Zeichnungen zu urteilen, die Schwanzkapsel einfacher gebaut als bei den übrigen Reptantien. Ich kann daher die Loricatenspermien vorläufig nicht, wie KOLTZOFF, zu den Spermia contracta zählen, sondern sehe in den Spermien von *Palinurus* und *Scyllarus* einen einfacheren, etwas abweichenden, vielleicht älteren Typus der Reptantienspermien. Weitere Untersuchungen müssen erst die Richtigkeit dieser Ansicht prüfen, die sich zum Teil auch auf die Beschreibungen von SABATIER stützt.

Zeigen die wenigen hier mitgeteilten, ergänzenden Beobachtungen über die Formen der Dekapodenspermien neuerdings, wie sich die Verwandtschaftsverhältnisse der Dekapoden in den Sper-

[1]) SABATIER, l. c. pag. 233.

mienformen ausprägen, so geht doch andrerseits aus gewissen Abweichungen hervor, daß Ähnlichkeit der Spermienform noch nicht immer auf engere Verwandtschaft hinweist. Ich erinnere an gewisse Rückschlagsformen wie die früher angeführten, dann auch an Parallelentwicklung. In letzter Beziehung sind die Spermien der den *Astaciden* nahestehenden *Thalassiniden* interessant, welche nach meinen in der zitierten Abhandlung mitgeteilten Beobachtungen einen Typus zeigen, der an jenen der meisten Brachyurenspermien erinnert.

Aus solchen Gesichtspunkten werden auch die Inkongruenzen zu untersuchen sein, die sich vorläufig in einigen Fällen zwischen dem System der Spermienformen bei Gastropoden und der Gastropodensystematik nach den in neuester Zeit mitgeteilten eingehenden wertvollen Untersuchungen von G. Retzius[1]) ergeben, welche in Hinsicht auf die Erforschung der Ableitung der Spermienformen der Gastropoden und die Verwertung derselben für die Erkenntnis verwandtschaftlicher Beziehungen der Gastropodengruppen unternommen sind.

---

[1]) Gustaf Retzius, Die Spermien der Gastropoden. Biologische Untersuchungen. Neue Folge, Bd. XIII, Nr. 1. Stockholm 1906.

Tafelerklärung.

Alle Figuren sind nach dem lebenden Objekt gezeichnet. Vergrößerung (mit Ausnahme von Fig. 4) 650.

a = Seitenansicht, *b* = Flächenansicht.

Fig. 1. Spermien von *Pasiphaea sivado,* davon zwei in der Ansicht von der Spitzenseite.

Fig. 2. Spermien von *Pandalus narwal.*

Fig. 3. Spermien von *Homola spinifrons.*

Fig. 4. Spermium von *Nephrops norvegicus* in der Seitenansicht.

Fig. 5. Spermien von *Xantho rivulosus.*

Fig. 6. Spermien von *Portunus corrugatus*, unter *b* eines mit bloß drei Seitenstrahlen.

Fig. 7. Spermium von *Pagurus calidus* in der Seitenansicht.

Fig. 8. Spermien von *Pisa* spec?

Fig. 9. Spermien von *Scyllarus arctus.*

Über ein drüsiges Organ der Pinna.

Von

Dr. Mario Stenta,

em. Assistenten der Zoologischen Station in Triest.
d. Z. Assistenten an der Universität Padua.

(Mit 1 Tafel und 1 Textfigur.)

I. Einleitendes. Geschichtliches.

Die Untersuchungen, deren Ergebnisse im folgenden mitgeteilt werden sollen, wurden bereits Anfang 1904 im I. Zoologischen Institute der Wiener Universität begonnen. Nach manchen, auch längeren Unterbrechungen konnten sie an der Zoologischen Station in Triest fortgesetzt und im Juni 1906 im I. Zoologischen Institut der Universität zu Wien abgeschlossen werden. Herrn Professor Dr. Karl Grobben, in dessen Institute ich die allerherzlichste Aufnahme fand, erlaube ich mir für das wohlwollende Interesse, mit dem er den Fortgang meiner Arbeit verfolgte, an dieser Stelle meinen wärmsten Dank auszusprechen. Herrn Intendanten Hofrat Doktor Fr. Steindachner, durch dessen Liebenswürdigkeit mir einige Exemplare von *Pinna* aus dem Roten Meere von dem k. k. Naturhistorischen Hofmuseum überlassen wurden, danke ich verbindlichst. Desgleichen fühle ich mich meinem früheren Chef, Herrn Professor Dr. C. I. Cori für sein freundliches Entgegenkommen zu großem Danke verpflichtet.

Ich muß in dieser Abhandlung das Hauptgewicht darauf legen, das Organ, welches hier besprochen wird, nach der morphologischen Seite hin genauer zu beschreiben. Über seine physiologische Bedeutung dagegen vermag ich nur vermutungsweise etwas auszusagen; denn es ist mir trotz einiger Versuche bis jetzt nicht gelungen, über die Funktion desselben etwas bestimmtes zu ermitteln.

Auf den Gegenstand vorliegender Arbeit kam ich bei Gelegenheit einer an *Pinna* vorgenommenen Untersuchung, die der Aus-

gangspunkt meiner Beobachtungen über die Mantelströmungen der Lamellibranchiaten war.[1]) Bei Betrachtung vor allem größerer Exemplare von *Pinna* fiel mir ein brauner Wulst auf, welcher vor der Mundöffnung dieser Form, dorsal von deren Oberlippe gelegen ist. Schon das äußere Aussehen ließ mich in diesem Gebilde ein Organ drüsiger Natur vermuten und ich dachte zuerst daran, es möge sich hier um eine Buccaldrüse handeln, wie solche bei Gastropoden fast ausnahmslos vorkommen, bei Lamellibranchiaten dagegen noch nie nachgewiesen wurden. In meiner zitierten Arbeit sprach ich dann (a. a. O., pag. 20) die allerdings nicht näher begründete Vermutung aus, jenes Gebilde könne vielleicht bei der Nahrungsaufnahme eine Rolle spielen, eine Ansicht, die ich jetzt nicht mehr vertreten möchte. Eine eingehendere Untersuchung des fraglichen Gebildes erschien mir nicht uninteressant, um so mehr, als ich dessen in der mir anfangs zur Verfügung stehenden Literatur keine Erwähnung fand, wie auch jegliche bildliche Darstellung vermißte. Lehrbücher der Zoologie[2]) sowie allgemeine Werke und Artikel über Mollusken[3]) erwähnen es mit keinem Wort. Was die Abbildungen anbelangt (es kommt nur auf solche des Tiers von *Pinna* hier an), so sind sie im Gegensatz zu den vielen Bildern von Schalen, die in jeder Conchyliologie zu finden sind, recht spärlich; keine aber mit einer einzigen Ausnahme, die später hervorgehoben werden soll, zeigt das vor dem Munde gelegene wulstige Organ.

Es seien hier zunächst folgende Arbeiten angeführt, die sich mit der Anatomie von *Pinna* befassen und Abbildungen dieser Form bringen.

1841 beschreibt DELLE CHIAJE[4]) die Kreislaufsorgane von *Pinna* und bildet das injizierte Gefäßsystem von *Pinna nobilis* ab.

---

[1]) M. STENTA, Zur Kenntniss der Strömungen im Mantelraume der Lamellibranchiaten. Arb. aus d. zoolog. Inst. Wien, Tom. XIV., 1902.

[2]) C. G. CARUS 1834, FREY und LEUCKART (II. Teil von WAGNERS Zootomie) 1847, SIEBOLD 1848, VAN DER HOEVEN 1850, BERGMANN und LEUCKART 1855, H. MILNE EDWARDS, Leçons 1857—1881, J. V. CARUS u. GERSTAECKER 1863, SCHMARDA 1878, CLAUS, Grundzüge 1880 und Lehrbuch 1898, E. PERRIER 1897 und Andere.

[3]) DESHAYES (Art. Conchifera in TODDS Cyclopaedia) 1835, LAMARCK (herausg. v. DESHAYES u. MILNE EDWARDS) 1836, JOHNSTON, übers. BRONN 1853, BRONN 1862, RAY LANKESTER (Art. Mollusca in Encycl. Britann., 9th edition) 1883, P. FISCHER 1887, COOKE 1895, PELSENEER 1897, LANG-HESCHELER 1900.

[4]) S. DELLE CHIAJE, Descrizione e notomia degli animali invertebrati della Sicilia citeriore. Napoli 1841. Tom. III, pag. 56 und Taf. 76, Fig. 6.

1847 gibt MILNE EDWARDS[1]) eine Abbildung des Tieres von *Pinna*, auf welcher die arteriellen und venösen Bahnen auf Grund von Injektionen dargestellt sind. Der vordere Adduktor sowie die Oberlippe treten nicht deutlich hervor, noch auch das drüsige Organ, das der dorsalen Fläche der Oberlippe dicht aufliegt und, da es von einem arteriellen Gefäßnetz überzogen erscheint, auf dem Bilde nicht klar zum Ausdruck kommt. Im Text wird dasselbe ganz übergangen.

Es folgt 1854 DUVERNOYS[2]) Arbeit über das Nervensystem der Lamellibranchiaten. Sie enthält auch eine das Nervensystem der *Pinna* darstellende Abbildung. In diese Arbeit konnte ich leider nicht Einsicht nehmen.[3])

1856 erscheinen LACAZE DUTHIERS' Untersuchungen über die Genitalorgane der Lamellibranchiaten.[4]) Sie enthalten eine Abbildung von *Pinna nobilis*, auf der es hauptsächlich darauf ankommt, die Lagebeziehung des Ovariums zur Leber darzustellen. Das Bild ist daher nur zum Teil ausgeführt, das vordere Ende des Tieres nur undeutlich wiedergegeben. Eine Kopie dieses Bildes sehen wir bei BRONN 1862.[5])

Eine Ventralansicht des Tieres von *Pinna Stuchburii* findet sich bei PAGENSTECHER[6]), nur erscheint hier die Mundregion bei der Kleinheit der Figur undeutlich. Eine Drüse an der Oberlippe aber fehlt auf dem Bilde.

1886 zeigt THIELE[7]) den vorderen Körperabschnitt einer *Pinna squamosa* von unten. Vor der Mundöffnung ist von einer Drüse nichts zu sehen.

---

[1]) MILNE EDWARDS, Observations sur la circulation chez les Mollusques. Art. IXe. De l'appareil circulatoire de la Pinne marine. Annales des sciences naturelles, IIIe série, Zoologie, Tom. VIII, 1847, pag. 77—79, Taf. 8.

[2]) G. L. DUVERNOY, Mémoires sur le système nerveux des Mollusques acéphales. Mém. de l'Acad. des Sciences de l'Institut de France, Tome XXIV, 1854.

[3]) Gleichfalls unzugänglich waren mir C. MARAVIGNA, Monografia delle specie del genere Pinna alla Sicilia appartenenti, Atti Accad. Gioenia, 2. Serie, Tom. VII, 1850 und S. HANLEY, Description of new Pinnae. Proceed. Zool. Soc. London, Vol. XXVI, 1858.

[4]) H. LACAZE DUTHIERS, Recherches sur les organes génitaux des Acéphales Lamellibranches. Annales des sciences naturelles, IVe série, Zoologie, Tom. II, 1856, pag. 155—248, Taf. 5, Fig. 1.

[5]) H. G. BRONN, Die Klassen und Ordnungen des Thierreichs, III. Bd., I. Abt.: Malacozoa acephala. Leipzig und Heidelberg 1862, Taf. XXXV, Fig. 6.

[6]) A. PAGENSTECHER, Allgemeine Zoologie, III. Teil, Berlin 1878, pag. 214, Fig. 364.

[7]) J. THIELE, Die Mundlappen der Lamellibranchiaten. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. 44, 1886, Taf. XVII, Fig. 9.

Ein Bild von *Pinna truncata* ist 1890 bei MÉNÉGAUX[1]) gegeben. Auf pag. 49 seiner Arbeit zeigt Fig. 12 diese Form in der Seitenansicht. Auffallend erscheint der große vordere Adduktor sowie die Lage der Mundöffnung in unmittelbarer Nähe hinter demselben, wofern letzterer Umstand nicht etwa auf eine Kontraktion des aus der Schale herauspräparierten Tieres zurückzuführen ist. Eine Drüse ist vor der Oberlippe nicht gezeichnet.

Wichtig erscheint uns folgende Stelle im Text, welche sich zweifellos auf das drüsige Organ bezieht. MÉNÉGAUX beschreibt den Verlauf der zweiten Viszeralarterie: „La deuxième viscérale passe à côté du profond diverticule qu'on trouve au-dessus de la bouche entre la masse viscérale et le manteau, irrigue la lèvre supérieure avec la hernie hépatique qu'elle porte dans la *Pinna nobilis*, puis la lèvre inférieure etc.“ (a. a. O. pag. 51). Es unterliegt wohl keinem Zweifel, daß die hier erwähnte, bei *Pinna nobilis* vorkommende, vermeintliche bruchsackartige Ausstülpung der Leber das drüsige Organ ist, mit welchem wir uns hier näher beschäftigen werden. Nach den Worten MÉNÉGAUX' zu schließen, dürfte es aber scheinen, als ob dieses Organ bei *Pinna truncata* nicht vorkommen sollte.

Zwei Abbildungen von *Pinna*, in der seitlichen und ventralen Ansicht, auf denen aber das drüsige Organ nicht besonders hervortritt, finden sich in der 1902 posthum erschienenen Abhandlung LACAZE DUTHIERS' über *Tridacna*.[2]) Auf eine morphologische Bemerkung über *Pinna* auf pag. 196, 197 der zitierten Arbeit sowie die in derselben befolgte Orientierung dieser Form braucht an diesem Orte wohl nicht näher eingegangen zu werden.

Eine Abbildung des Tieres von *Pinna nobilis* (eines jüngeren Exemplares) findet sich in meiner zitierten Arbeit auf Taf. I, Fig. 2. Das drüsige Organ kommt jedoch dort nicht zur Darstellung.

Es erübrigt mir nun, in dieser Zusammenfassung der Literatur noch eines Werkes zu gedenken, des einzigen, in welchem wir sowohl einer kurzen Erwähnung als auch einer Abbildung des drüsigen Organs der *Pinna* begegnen. Es sind des alten POLI Testacea Utriusque Siciliae[3]), ein Werk, welches trotz seines Alters eine Reihe

[1]) A. MÉNÉGAUX, Recherches sur la circulation des Lamellibranches marins. Besançon 1890.

[2]) H. DE LACAZE DUTHIERS, Morphologie de Tridacna elongata et de Hippopus. Archives de Zool. expér., IIIe série, tom. 10, 1902, Taf. II, Fig. 8 u. 9.

[3]) JOS. XAV. POLI, Testacea Utriusque Siciliae, eorumque historia et anatome tabulis aeneis illustrata. Parma 1791—1795.

noch heutzutage wertvoller Angaben über die Anatomie mancher Seetiere des Mittelmeers enthält. Der Gattung *Pinna* ist hier eine ausführliche anatomische Beschreibung gewidmet, die von geduldiger und gewissenhafter Beobachtung zeugt.[1])

Nach Besprechung der Mundlappen und des Mundes sagt POLI: „Subest ori glandula subglobosa, propeque biloba, fusca, ubi fortasse elaboratur humor salivalis jugiter in os atque gulam illabens“ (a. a. O. tom. II, pag. 240). Auf Taf. XXXVI, Fig. 1, die das Tier von *Pinna* darstellt, ist das drüsige Organ sehr deutlich hervorgehoben und ausdrücklich bezeichnet. Die angeführte, aus dem Ende des 18. Jahrhunderts stammende lateinische Stelle enthält die einzige Angabe über das drüsige Organ, die ich in der allerdings nicht umfangreichen Literatur über die Anatomie von *Pinna* auffinden konnte. Ebenso zeigt unter allen mir bekannten Abbildungen von *Pinna* die von POLI allein das Organ, zu dessen näherer Betrachtung wir nunmehr schreiten wollen.

II. Beschreibung des drüsigen Organs.

(Anatomisches.) Das Vorderende des Tieres von *Pinna* unterscheidet sich von dem der meisten übrigen Lamellibranchiaten, abgesehen von seiner schmalen, langgestreckten Gestalt, auch dadurch daß der Mantel auf der dorsalen Seite des Rumpfes letzteren nicht unmittelbar überzieht, sondern ein median verlaufendes, langes und schmales Divertikel mit ihm bildet. Dieses Divertikel wird von den beiden vorderen Retraktoren des Fußes seitlich begrenzt. An einem medianen Längsschnitt durch *Pinna* (Fig. 1. *D*) ist dasselbe deutlich wahrzunehmen. Es erstreckt sich nach hinten bis in die Region des Magens. Von einer ähnlichen Bildung ist bei der verwandten Gattung *Meleagrina* nichts zu sehen; wohl aber zeigt *Avicula* dorsal von der Oberlippe eine schwache Vertiefung, welche von den Protraktoren des Fußes seitlich begrenzt wird.

Die Mundöffnung, die bei typischen Dimyariern in nächster Nähe des vorderen Adduktors, ventral von diesem liegt, findet sich bei *Pinna*, wohl im Zusammenhange mit der ungewöhnlichen Streckung und der eigentümlich festsitzenden Lebensweise dieser Gattung, ziemlich weit (etwa um $^1/_5$ der gesamten Körperlänge)

[1]) Die von POLI gelieferte Beschreibung der Anatomie von Pinna findet sich resümiert in LAMARCKS Histoire naturelle des animaux sans vertèbres (2. Auflage von DESHAYES und MILNE EDWARDS, Paris 1836), tom. VII, pag. 56—58, unter Weglassung mancher Details, so auch des drüsigen Organs.

von dem vorderen Adduktor nach hinten verschoben. Dieselbe Erscheinung liegt allerdings auch bei *Solen* vor; sie dürfte hier aus dem in der Längsrichtung stark entwickelten vorderen Adduktor selbst sowie der mächtigen Ausbildung des in das Innere der Schale zurückziehbaren Fußes verständlich erscheinen.

Im Anschlusse an das, was ich über die eigentümlich festsitzende Lebensweise der *Pinna* in meiner am Anfang zitierten Arbeit gesagt habe [1]), möchte ich hier auf andere Eigentümlichkeiten im Bau dieser Form noch hinweisen, die sich mit deren besonderen Lebensweise möglicherweise in Zusammenhang bringen lassen. So entstehen beim Wachstum der Schale, an ihrer vorderen Spitze, wohl durch das Feststecken im Sande bedingt, Zwischenräume zwischen je zwei Wachstumsschichten. Während im übrigen die neuen Wachstumsschichten normalerweise in direktem Anschluß an die unmittelbar vorher entstandenen sich bilden, ist dies am vorderen Ende der Schale von *Pinna* nicht der Fall. Hier rückt der Mantel bei jeder weiteren Wachstumsphase eine ziemliche Strecke nach hinten, so daß die neugebildete Schalenschichte sich nicht an die alte direkt ansetzt, sondern zwischen dieser und der ersteren ein Zwischenraum übrig bleibt, den man zuweilen mit Sand erfüllt antrifft.

Der Umstand, daß der vorderste Abschnitt des Mantels und mit ihm wohl das ganze Tier während des Wachstums um eine Strecke nach hinten rückt, läßt sich aus der besonderen Form der Schale und dem Wachstum der *Pinna* selbst nicht schwer begreifen. Da das Vorderende der Schale spitz zuläuft, das Tier aber beim Wachstum in dorsoventraler Richtung an Größe zunimmt und weiterhin die neugebildete Schalenschichte immer die innerste ist, so muß das wachsende Tier sich nach und nach in der Schale nach hinten hin zurückziehen. Dabei erfährt der knapp am Rande der Schale inserierende vordere Adduktor — und sicherlich auch der hintere — bei jeder Wachstumsphase, wahrscheinlich durch Resorption der vordersten Fasern und Neubildung von anderen, auch eine Verschiebung nach hinten.

Als eine Erscheinung, die mit der Lebensweise der *Pinna* möglicherweise auch in Zusammenhang zu bringen wäre, sei ferner auf folgendes hingewiesen. Wenn man bedenkt, daß die eigentümliche Art des Festsitzens bei der Gattung *Pinna* auf die Blutzirkulation und die damit zusammenhängenden physiologischen Vorgänge nicht

---

[1]) a. a. O. pag. 21.

ohne Einfluß sein kann; wenn man daran festhält, daß zwischen venösen sowohl als arteriellen Bahnen einerseits und Exkretionsorganen andrerseits eine innige, auch topographisch sich kundgebende Beziehung besteht[1]) und dabei annimmt, daß dem drüsigen Organ (ich will die folgende Darstellung hier vorwegnehmen) mit der größten Wahrscheinlichkeit eine exkretorische Funktion zuzusprechen ist, so dürfte es nicht ungereimt erscheinen, wenn das bisher einzig und allein bei der Gattung *Pinna* nachgewiesene, bei den verwandten Aviculiden fehlende drüsige Organ, das bei der im Sande feststeckenden *Pinna* die tiefste Lage im Rumpfe einnimmt, mit der eigentümlichen Art des Festsitzens dieser Form in Beziehung gebracht wird.

Was die Art des Festsitzens der *Pinna* betrifft, so wäre diese ein echter Dimyarier, nach der von Anthony[2]) vorgeschlagenen Terminologie, als eine extrem cephalothetisch-euthetische Form zu bezeichnen. Dabei ist aber besonders zu berücksichtigen, daß sie, zum Unterschied von anderen lediglich mittelst eines Byssus festsitzenden euthetischen Formen, frühzeitig, und zwar unbeweglich festsitzend wird, was für die Ausbildung und Tätigkeit ihrer Organe nicht ohne Bedeutung sein kann.

* * *

Nach diesem Exkurs wollen wir an die Besprechung des eigentlichen Gegenstandes meiner Untersuchung gehen. Wenn wir einen Längsschnitt durch *Pinna*, etwa eines größeren Exemplars, betrachten, so wird uns ein dorsal von deren Mundöffnung gelegenes, ziemlich umfangreiches, dunkel gefärbtes Gebilde von etwa elliptischer Gestalt gleich auffallen (Fig. 1, *DO*). Dieses Gebilde sitzt mit dem hinteren Abschnitt seiner unteren Fläche der Oberlippe dicht auf, so daß es zum Teil frei vorragt, zum Teil aber im Gewebe gleichsam eingebettet erscheint. Es liegt ganz isoliert da; eine Verbindung mit anderen Organen, etwa der Leber, ist nirgends aufzuweisen. Zuweilen wird es von der breiten, die Oberlippe umgreifenden Unterlippe ganz bedeckt und kann, besonders am leben-

---

[1]) K. Grobben, Die Perikardialdrüse der Lamellibranchiaten. Arb. a. d. Zool. Inst. Wien, Tom. VII, 1888, pag. 72. — A. Letellier, Étude de la fonction urinaire chez les Mollusques acéphales. Arch. de zool. expér. et gén., 2e série, Tom. V bis 1887, pag. 153.

[2]) R. Anthony, Influence de la fixation pleurothétique sur la morphologie des Mollusques acéphales dimyaires. Annales des sciences naturelles, IXe série, Zoologie, Tom. I, 1905.

den Tiere, der Aufmerksamkeit des Beobachters leicht entgehen. Dieses Gebilde ist das drüsige Organ der *Pinna*.

Ich habe es an *Pinna nobilis* aus Triest und Neapel, an *Pinna squamosa* aus Triest, ferner an *Pinna nigra* und *P. hystrix* aus dem Roten Meere[1]) nachweisen können und zweifle nicht daran, daß es bei der Gattung *Pinna* allgemein vorkommen dürfte.

Das drüsige Organ besitzt eine unregelmäßige, bei verschiedenen Individuen wechselnde Gestalt, je nach deren Alter und Ausbildungs-, vielleicht auch Ernährungszustand, was durch seine weiche, jedem äußeren und inneren Druck nachgebende Beschaffenheit verständlich erscheint. Im großen und ganzen ist seine Form rundlich, plump, dorsoventral abgeflacht. Das Organ erscheint manchmal, von der dorsalen Seite betrachtet, kolbenförmig nach hinten gleichsam in einen Stiel ausgezogen. Man könnte es mit einem flachen Ellipsoid vergleichen, dessen große Achse im Sinne der Körperachse der *Pinna* verläuft. Zuweilen ist aber das Organ durch eine mediane, mehr oder weniger tiefe, von oben herunter verlaufende Furche in zwei Lappen geteilt, wie es bereits Poli darstellte. Im Innern erweist sich aber der Bau auch dort, wo äußerlich eine Trennung in eine rechte und eine linke Hälfte nicht zum Ausdruck kommt, als ein bilateraler. In solchen Fällen, wo das Organ zweilappig erscheint, sind die beiden Lappen von ungleicher Größe und die Asymmetrie der Ausbildung ist auch im inneren Bau, so auf einem Querschnitte, leicht wahrnehmbar.

Die Größe des drüsigen Organs ist nicht unbedeutend und steht im Verhältnis zu der Körpergröße des Tieres. An einem großen Exemplar von *Pinna nobilis* von 38 *cm* Schloßlänge besaß das Organ eine Länge von 9 *mm*, eine Höhe von 4 *mm* und eine Breite von etwa 10 *mm* an seiner Basis.

Mit der Ausbildung des Organs ändert sich auch seine Farbe, indem diese bei zunehmendem Umfang des ersteren dunkler wird. Das hängt mit der stärkeren Anhäufung von braunen Körnchen zusammen, die im Drüsenkörper, wie wir sehen werden, aufgespeichert sind. Bei kleineren Exemplaren von *Pinna* ist die Färbung des Organs hellbraun; bei großen, d. h. älteren Individuen dagegen dunkelbraun. Schon durch seine Färbung ist das drüsige Organ von der Leber zu unterscheiden, denn bei letzterer läßt

---

[1]) Vgl. R. Sturany, Lamellibranchiaten des Roten Meeres in Berichten der Kommission für ozeanograph. Forschungen, VII. Reihe, aus dem LXIX Bd. der Denkschriften d. kais. Akademie. Wien 1901, pag. 289.

sich immer ein Stich ins Grüne wahrnehmen, während ersteres ausgesprochen braun erscheint.

Auf einem Schnitte (sowohl Längs- als Querschnitt) durch das drüsige Organ (siehe Fig. 2) kann man bei schwacher Lupenvergrößerung oder schon mit bloßem Auge eine äußere hellere Rindenschichte *(RS)* von dem eigentlichen dunkleren Drüsenkörper unterscheiden. Jene begrenzt die Drüse nach allen Richtungen hin. Im Drüsenkörper nimmt man hie und da helle, kurze, unregelmäßige Streifen wahr, die sich gegen die ventrale Seite des Organs in freie Septen fortsetzen. Diese Septen, die zum Teil ineinander übergehen, ragen in den sich hier vorfindenden Hohlraum, welcher eine Art Cisterne darstellt, frei hinein. Dadurch bekommt die untere Partie des Organs ein schwammiges Aussehen. Der Hohlraum öffnet sich mittelst eines kurzen seitlichen Ausführungsganges in die untere Mantelkammer nach außen.

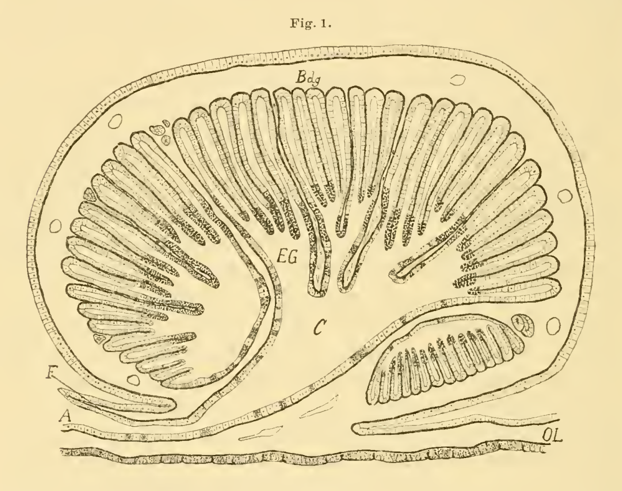
Wenn wir nun die allgemeinen Ergebnisse der mikroskopischen Untersuchung vorwegnehmen, auf die wir später noch im besonderen zurückkommen werden, so können wir das drüsige Organ als eine tubulöse Drüse definieren, welche im Bindegewebe eingebettet und, soweit sie über den Rumpf des Tieres frei vorragt, von einem einschichtigen Epithel überzogen ist.

Die vorher erwähnte Rindenschicht besteht aus dem äußeren Epithel und dem darunter liegenden, mehr oder weniger stark entwickelten, von Blutlakunen reichlich durchzogenen Bindegewebe. Am Drüsenkörper selbst unterscheiden wir vor allem die Drüsenschläuche oder Tubuli. Sie erscheinen in Gruppen (Systemen) angeordnet. Die einzelnen Systeme werden durch Bindegewebszonen, mit Septen vergleichbar, voneinander getrennt. Diese Septen durchsetzen die Drüse und ragen, wie gesagt wurde, frei in den ventralen Hohlraum des drüsigen Organs vor, den ich Cisterne (Fig. 2, *C*) nennen will. Die Tubuli aber, welche von einem einschichtigen Epithel ausgekleidet sind, erweitern sich gegen die Mitte der Drüse und münden in erweiterte Gänge (Fig. 2, *EG*), deren Epithel eine von dem der Tubuli verschiedene Beschaffenheit aufweist. Die Gänge werden voneinander durch die freien Septen getrennt und gehen nach und nach alle in die Cisterne über. Diese setzt sich in den kurzen Ausführungsgang (Fig. 2, *A*) fort. Der Ausführungsgang liegt auf der linken Seite der Drüse knapp oberhalb der Oberlippe. Sein Epithel, sowie das Epithel der Cisterne, schließt sich an das äußere Epithel der Drüse kontinuierlich an.

Auf den Inhalt der Tubuli sowie die Einschlüsse im Epithel des Drüsenkörpers, welche als die besonderen Exkretionsprodukte des drüsigen Organs zu betrachten sind, werden wir bei der histologischen Beschreibung des Organs zu sprechen kommen.

Nebenstehende schematische Figur stellt einen Querschnitt etwa durch die Mitte des drüsigen Organs, in der elliptischen Modifikation, dar. Das Bild ist, der Übersichtlichkeit halber, vielfach vereinfacht. Die Zahl der Tubuli ist in Wirklichkeit viel größer und die Lumina sind enger als auf dem Bilde. Auch wurde

Fig. 1.



Querschnitt durch das drüsige Organ (elliptische Modifikation), schematisiert. — *A* Ausführungsgang; *C* Cisterne; *F* Falte am Ausführungsgange; *OL* Oberlippe; *EG* einer der erweiterten Gänge; *Bdg* Bindegewebe. In diesem sind die Lumina von sechs Blutgefäßen im Querschnitt zu sehen.

der Inhalt der Tubuli sowie der Cisterne in die Figur nicht hineingezeichnet. Die vorher erwähnte Asymmetrie im inneren Bau der Drüse tritt auf dem Bilde deutlich hervor.

* *
*

(Histologisches.) Die histologische Untersuchung des drüsigen Organs wurde vorwiegend auf Grund von Mikrotomschnitten durchgeführt. Das Material stammte teils aus Triest, teils aus Neapel. Die mit starkem Alkohol, Sublimat oder PERÉNYIschem Gemisch

konservierten Stücke wurden nach der üblichen Methode in Paraffin eingebettet und geschnitten. Die meist 5—6 μ dicken Schnitte wurden mit verschiedenen Farbstoffen behandelt, so mit Karmin, Hämatoxylin nach Delafield (auch mit Orange G nachgefärbt) und Eisenhämatoxylin nach Heidenhain. Eosin, Thionin, Neutralrot, Methylenblau, Safranin, Methylgrün und Bismarckbraun wurden auch angewendet. Die geschnittenen Organe wurden von verschieden großen Exemplaren von *Pinna* entnommen, und zwar von ganz jungen (4—5 *cm* Länge), von mittelgroßen (15—20 *cm* Länge) und von großen Tieren (etwa 40 *cm* Schloßlänge), so daß verschiedene Ausbildungszustände des drüsigen Organs bei der Untersuchung miteinander verglichen werden konnten.

Auf einem Querschnitt erscheint das drüsige Organ in seinen Umrissen als eine einheitliche elliptische oder aber eine rundlich gelappte Figur, je nachdem wir die eine oder die andere der beiden auf pag. 8 beschriebenen Modifikationen vor uns haben. In beiden Fällen können wir schon bei schwacher Vergrößerung die bei der allgemeinen Beschreibung angeführten Gewebe unterscheiden.

Wir wollen zunächst den Drüsenkörper betrachten. In demselben nehmen wir eine große Anzahl von engen Drüsenschläuchen wahr. Sie nimmt mit Alter und Größe des Tieres immer zu. Die Tubuli liegen in Systemen, im Anschluß an die erweiterten Gänge, angeordnet und erscheinen auf einem Querschnitte durch die Mitte der Drüse meist längs getroffen. An der Peripherie des Schnittes sind auch Querschnitte von ihnen zu sehen.

Der Verlauf der einzelnen Tubuli ist bei kleinen Drüsen ziemlich gerade, bei großen hingegen, bei denen die massenhafte Entwicklung der Drüsenschläuche offenbar einen ungleichmäßigen Druck bedingt, krumm. Das Querschnittsbild erscheint bei jungen Tubuli ringförmig, mit weitem Lumen; an älteren aber, infolge der Abplattung, länglich, unregelmäßig oder auch U-förmig gebogen, das Lumen ist in diesem Falle auf einen engen Spalt reduziert. Bei einer alten Drüse kann man auch sehen, wie die Schläuche mitunter in ihrem zentralen Abschnitt miteinander anastomosieren, ehe sie in die erweiterten Gänge übergehen.

Das Epithel, welches die Drüsenschläuche auskleidet, ist ein einheitliches einschichtiges Zylinderepithel; Wimperzellen fehlen. Sein Bild ist ein verschiedenes je nach dem Alter oder Ausbildungszustand der Tubuli, d. h. je nachdem man ein Epithel vor sich hat, das mit Exkretkörnchen erfüllt ist, oder aber ein solches, dessen Zellen noch keine Körnchen enthalten.

In letzterem Fall, also bei jungen Tubuli, erscheinen die einzelnen Zellen im Schnitte als Rechtecke mit deutlichen Zellwänden (Fig. 3, *Ep Z*). Die Kerne sind dann groß, bläschenartig, mit spärlicher chromatischer Substanz ausgestattet; sie enthalten einen bis drei Nukleolen. Sie liegen meist in der Mitte des Zelleibes, manchesmal etwas basal. Die freie, gegen das Lumen des Schlauches gelegene Partie des Plasmas erscheint dichter; sie färbt sich mit Hämatoxylin intensiver als der übrige Zelleib und läßt eine äußerst feine parallele Streifung erkennen, die senkrecht auf die freie Epithelfläche gerichtet ist. Wahrscheinlich steht diese Streifung mit der exkretorischen Tätigkeit der Zellen im Zusammenhang. Im übrigen ist das Plasma sehr zart und netzartig angeordnet und enthält Vakuolen.

Das Lumen solcher Drüsenschläuche ist mit einem Inhalt (Fig. 3, *I*), einem flüssigen Exkretionsprodukt der Zellen, erfüllt, der nur bei ganz jungen Tubuli vermißt wird. Auf denselben kommen wir weiter unten noch zurück.

Das Epithel zeigt überall eine sehr deutliche Basalmembran (Fig. 3, *Gz L*). Sie dürfte hier wohl nicht eine Differenzierung der Epithelzellen selbst, sondern vielmehr eine bindegewebige Grenzlamelle vorstellen. Sie läßt sich nämlich bis in das peripherische Bindegewebe der Drüse, bzw. in das Bindegewebe, das die einzelnen Systeme von Tubuli umgibt, verfolgen.

Das körnchenfreie Epithel treffen wir überall bei kleinen, d. h. jungen Drüsen, ferner bei den peripherisch gelegenen Partien der Tubuli in großen Drüsen an, das sind solche, die von den erweiterten Gängen in den einzelnen Systemen oder von der Cisterne überhaupt am meisten entfernt sind.

Aus der Vergleichung der verschiedenen Schnittpräparate drängt sich die Auffassung von selbst auf, daß die peripherischen Partien der Tubuli die jüngsten sind: ihre Zellen enthalten noch einen deutlichen Kern, ihr Zelleib ist noch nicht umgewandelt. Die Umwandlung des Plasmas in Exkretkörnchen findet in den älteren, zentral gelegenen Partien der Drüse statt, und die Ansammlung der Körnchen schreitet erst nach und nach gegen die Peripherie fort. Die Körnchen treten (sofern sie sichtbar sind) zunächst spärlich (vgl. Fig. 11, *Kö*) im Plasma der Epithelzellen diffus auf; sie färben sich schwach. Die großen Zellkerne sind noch deutlich zu sehen. Mit dem Weiterschreiten der Körnchenbildung aber schwindet das Plasma der Zellen, der Kern wird kleiner (vgl. Fig. 4, *K*), wobei er intensiver Farbe aufnimmt, bis er endlich nicht mehr sichtbar wird.

Die Zellgrenzen werden unkenntlich. Die ganze Epithelpartie stellt dann eine massenhafte Anhäufung von Exkretkörnchen dar, wie Figur 4 zeigt.

Die Körnchen, die die Epithelzellen der Tubuli erfüllen und, ein Umbildungsprodukt ihres Zellplasmas, als ein Exkretionsprodukt des drüsigen Organs aufzufassen sind, sind klein, rundlich, meist von annähernd gleicher Größe. Ihre Farbe ist hellbraun. Der Ansammlung von Körnchen verdankt das drüsige Organ seine braune Färbung, die desto tiefer erscheint, je größer das Organ selbst ist.

Unter der großen Masse von dicht nebeneinander liegenden Körnchen sieht man ab und zu größere konkrementähnliche (Fig. 4, *Co*) Gebilde, die oft maulbeerartig gestaltet sind, oft auch homogen erscheinen, dieselbe Farbe der Körnchen besitzen und dem Anscheine nach durch Zusammentreten dieser letzteren entstanden sind. Diese Konkremente werden in den zentralen Partien der Tubuli bis in die erweiterten Gänge hinein immer zahlreicher.

Wenn man ein drüsiges Organ in frischem, überlebendem Zustand mit Nadeln zerzupft, so treten aus demselben die einzelnen braunen Körnchen massenhaft aus, die im Wasser die Brownsche Molekularbewegung zeigen. Ihre Form erweist sich als rund, jedoch nicht immer streng kugelig, sondern bald ellipsoidal oder ovoidal, bald ganz unregelmäßig. Hie und da erscheinen die Körnchen zu zwei eng vereint. Auch ihre Größe ist etwas verschieden, was mit dem jeweiligen Ausbildungszustand zusammenhängt. Ihre Farbe ist, wie schon erwähnt wurde, hellbraun; bei hoher Einstellung kann man an den Körnchen einen grünlichen Glanz wahrnehmen. Mit den Körnchen werden selbstverständlich auch die nicht so zahlreichen Konkremente durch Zerzupfen aus den Zellen frei präpariert (vgl. Fig. 5 *a*).

An fixierten Schnittpräparaten färben sich die Körnchen mit Hämatoxylin nach Delafield, mit Pikrinsäure oder Eosin gar nicht, mit Boraxkarmin schwach rot, mit Eisenhämatoxylin schwarz. Sehr deutliche Färbungen erzielt man mit Neutralrot (dunkelrot), Methylenblau (dunkelblau), Bismarckbraun (intensiv braun), Orange G (dunkelbraun), Methylgrün (grün), Safranin (zart rot).

Die Körnchen dürften im Anfang ihrer Bildung wohl zähflüssig sein, später sind sie jedoch von fester Beschaffenheit. Einmal gebildet, verweilen sie in dem Tubuliepithel, wo sie sich auf Kosten des Zellplasmas immer dichter anhäufen und, wie gesagt, zuweilen konkrementartig verwachsen. Die Körnchen des drüsigen

Organs gehen eine Verflüssigung nicht ein, wie das bei Giftdrüsen beobachtet wurde (Sekretvakuolen sind im Epithel nicht zu beobachten), noch wird ihre Substanz in irgend einer Form aus der Drüse entfernt. Sie verweilen vielmehr in der Drüse. Das Tubuliepithel verhält sich somit inbezug auf die Körnchen wie ein exkretorisches Speicherorgan. Die Körnchenansammlung beschränkt sich nicht auf das Epithel der Tubuli, sondern ist eine Strecke noch in das angrenzende Epithel der erweiterten Gänge (Fig. 6, *KöZ*) zu verfolgen, welches als die Fortsetzung des Tubuliepithels zu betrachten ist.

Das Epithel der erweiterten Gänge (vgl. Fig. 6) ist, zum Unterschied von demjenigen der Tubuli, ein zusammengesetztes; es besteht aus Schleimdrüsenzellen (*SchDZ*) und wimpertragenden Stützzellen, und stimmt insofern mit dem Epithel der Cisterne überein; es unterscheidet sich aber von diesem dadurch, daß in seinem peripherischen, an die Tubuli anstoßenden Abschnitte die Reihe der Schleim- und Stützzellen durch Cylinderzellen unterbrochen wird, die Körnchen und Konkremente führen. Das Epithel, das die erweiterten Gänge auskleidet und zusammen mit dem darunterliegenden Bindegewebe die freien Septen bildet, stellt den Übergang zwischen Tubuli- und Cisternenepithel dar. Die Schleimdrüsenzellen kennzeichnen sich hier durch größeren Umfang. Man trifft solche an, die mit einem dichteren blasigen Inhalt erfüllt, andere wieder, in der Mehrzahl vorhanden, mit zart netzartigem Plasma, die ihren Inhalt bereits ausgestoßen haben. Der kleine, sich intensiv färbende Kern liegt wandständig basal. Die engen Stützzellen tragen kurze feine Wimpern. Die körnchenführenden Zellen unterscheiden sich von denjenigen der Tubuli nur durch ihre Höhe; die Körnchen und die Konkremente selbst sind den übrigen ganz gleich. Eosinophile Drüsenzellen, die im Mantelrandepithel von *Pinna* allgemein vorkommen, fehlen im Epithel der Gänge sowohl als der Cisterne vollständig. Die bei der Beschreibung der Tubuli erwähnte bindegewebige Grenzlamelle ist auch an der Basis des Epithels der erweiterten Gänge sowie der Cisterne überall zu sehen.

Die Verteilung der Körnchenmassen im drüsigen Organ ist auf Fig. 2 schematisch dargestellt. Im linken Drüsenlappen sehen wir sechs Tubulisysteme durchschnitten, davon vier quer, die zwei mittleren längs getroffen. Die Grenzen zwischen den einzelnen Systemen, in Wirklichkeit von Bindegewebssepten gebildet, sind im Schema durch Linien angedeutet. Man sieht hier, daß in jedem System die peripherisch gelegenen Partien körnchenfrei sind, wäh-

rend die zentralen, um die erweiterten Gänge herumliegenden, dicht angehäufte Sekretkörnchen führen.

Das Epithel der erweiterten Gänge, und zwar derjenigen unter ihnen, die an der ventralen Seite des drüsigen Organs peripherisch liegen, geht in das Epithel der Cisterne (Fig. 9) über. Dieses besteht aus Schleimdrüsenzellen und aus bewimperten Stützzellen. Körnchen fehlen hier durchaus. Die Wimpern sind kurz und fein wie bei den erweiterten Gängen und auch die Schleimdrüsenzellen sind von denjenigen des Epithels der Gänge nicht verschieden.

Ehe wir den Drüsenkörper verlassen und uns der Beschreibung der Rindenschichte zuwenden, erübrigt es uns, noch den Inhalt der Cisterne sowohl als auch der Lumina der Drüsenschläuche zu besprechen.

Wenn man aus der Cisterne eines frischen, mittelst eines Skalpells durchschnittenen drüsigen Organs mit einer feinen Pipette einen Tropfen Inhalt heraussaugt und unter das Mikroskop bringt, so sieht man, neben einer Menge von Körnchen und zerrissenen Gewebsstücken, die offenbar durch die Läsion hervorquellen, eine Anzahl helle, grünlich schimmernde kugelige Blasen (Fig. 7) von hyalinem Aussehen, die einige stark lichtbrechende Körnchen enthalten. Sie weisen eine scharfe Kontur, manchmal einen hellen Saum auf, in dem auch feine Körnchen liegen können. Ähnliche Blasen sind auch auf Schnitten anzutreffen, entweder frei im Cisternenlumen (Fig. 9, *Bl*), bald einzeln, bald mehr oder weniger zahlreich zusammengehäuft, oder aber in unmittelbarer Nähe des Epithels. Aus allem geht mit größter Wahrscheinlichkeit hervor, daß diese Blasen nichts anderes sind als die abgelösten Sekrethügel (*SH* auf Fig. 9 und 8) von den Schleimdrüsenzellen des Epithels der Cisterne und der erweiterten Gänge, welche in der zweifellos vorwiegend aus Seewasser bestehenden Flüssigkeit der Cisterne frei suspendiert sind. Die Blasen dürften einige Zeit ungelöst bleiben, dann aber sich im Wasser auflösen, woraus die ungeformten, auf Schnittpräparaten gerinnselähnlich aussehenden Massen entstanden zu denken sind (Fig. 9, *G*). Die Wimpern an den Stützzellen der Cisterne und der Gänge dürften einen Flüssigkeitsstrom nach außen bewirken und auf diese Weise die Exkretionsprodukte aus der Drüse eliminieren.

Die Tubuli dagegen, deren Epithel keine Schleimzellen enthält, weisen einen anders beschaffenen Inhalt auf (vgl. Fig. 3 und 11). Auf Schnittpräparaten erscheint derselbe als eine homogene Masse

(I), in der manchmal eine feine, parallel zur Epithelfläche verlaufende Streifung sich unterscheiden läßt. Diese Masse, die eine zähe Flüssigkeit vorstellen dürfte, steht durch bald feine, bald breitere fadenförmige Fortsätze mit den Epithelzellen im Zusammenhang, wie auf Fig. 3 und 11 zu sehen ist. Diese Fortsätze sind der Ausdruck von sezernierten Flüssigkeitsfäden, die aus den einzelnen Zellen entspringen und ohne sich zunächst mit dem Wasser zu mischen, gegen die Mitte des Lumens zu verschmelzen und die Inhaltsmasse bilden.

Der Tubuliinhalt färbt sich mit Hämatoxylin blau, mit Boraxkarmin zart rosa, mit Eisenhämatoxylin grau. Auch andere Farbstoffe werden, zwar meist schwach, aufgenommen, so Eosin (zart rot), Safranin (sehr schwach rosa), Orange G (schwach gelb), Methylgrün (schwächstes Grün), Methylenblau aber rein blau.

Der Inhalt ist in der oben beschriebenen Form am ausgeprägtesten an jungen Tubuli nachzuweisen, bei denen die Körnchenbildung nicht sehr stark entwickelt ist, ferner an den peripherischen und mittleren Abschnitten auch älterer Tubuli. Gegen die erweiterten Gänge, wo das Lumen der Tubuli weiter wird und die Körnchenansammlung schon weit vorgeschritten ist, ist nur am freien Rande des Epithels ein dichter Saum von Sekretsubstanz (Fig. 4, *S*) zu sehen, in der Mitte des Tubulus dagegen fehlt diese. Möglicherweise findet in den zentral gelegenen Abschnitten der Tubuli die Mischung des Sekrets mit dem Wasser viel schneller statt als in den peripherischen Partien, wo das Lumen enger ist.

Die ausgeschiedene flüssige Substanz in den Tubuli ist als das spezifische Sekret des drüsigen Organs anzusehen, welches durch den Sekretionsdruck sowie die saugende Wirkung des aus der Drüse austretenden Wasserstromes aus den Tubuli in die Cisterne gelangt und, im Wasser gelöst, zusammen mit dem abgesonderten Schleim nach außen befördert wird. Das andere Exkretprodukt der Drüse, die Körnchen, — wahrscheinlich ein Nebenprodukt der Exkretion — verbleiben, wie gesagt, im Epithel.

Ich will hier nicht unerwähnt lassen, daß das drüsige Organ eine große Ähnlichkeit im Bau mit der Leber verrät, sofern jener bei *Pinna* auf Schnitten zu sehen ist sowie bei anderen Lamellibranchiern (Mytiliden, *Cardium*) beschrieben wird.[1]) Wie hier so

---

[1]) Th. List, Die Mytiliden des Golfes von Neapel. I. Teil. in Fauna und Flora des Golfes von Neapel, 27. Monogr. Berlin 1902, pag. 283 ff. — G. Johnstone, On the Structure and Life History of the common Cockle etc. Trans. Liverpool Biolog. Soc. Vol. XIV, 1900, pag. 202 und Taf. 3, Fig. 15.

auch dort haben wir blind endigende Tubuli von einem einheitlichen Epithel ausgekleidet, die sich in erweiterte Gänge mit bewimperter Epithelauskleidung öffnen, vor uns.

Die Cisterne öffnet sich auf der linken Seite nach außen, in die untere Mantelkammer. Der kurze Ausführungsgang wird von einem Epithel überzogen, das den Übergang von dem Cisternenepithel zu dem äußeren Epithel der Oberlippe einerseits und einer dorsal vom Ausführungsgang gelegenen Hautfalte (Fig. 2, *F*) andrerseits bildet. Diese Falte, die nur links am drüsigen Organ sich findet, setzt sich in den äußeren Epithelüberzug der Drüse fort. Das Lumen des Ausführungsganges ist sehr eng, auf Querschnitten aber deutlich zu konstatieren. In einer Schnittserie durch eine mittelgroße Drüse findet sich das Lumen auf zwanzig Schnitten (zu 8 μ) getroffen: die Weite desselben beträgt somit in der Längsrichtung etwa 160 μ.

Der Drüsenkörper, dessen Beschreibung wir eben beendet haben, wird allseits von einer peripherischen bindegewebigen Schichte (Fig. 11, *Bdg*) umgeben, die, zusammen mit dem äußeren Epithel, die Rindenschichte der Drüse bildet. Das Bindegewebe kann mehr oder weniger mächtig entwickelt sein: bei ganz kleinen Drüsen ist diese Schichte ziemlich niedrig und infolge der großen Lakunen unscheinbar, bei großen dagegen viel stärker ausgebildet und von dichterer Beschaffenheit. Am stärksten habe ich sie bei der zweilappigen Modifikation der Drüse angetroffen, und es wäre möglich, daß letztgenannte Modifikation durch stärkere Entwicklung des Bindegewebes überhaupt ausgezeichnet sei. Der Drüsenkörper stellt aber, wie wir wissen, nicht eine einheitliche Masse dar, sondern besteht aus Gruppen (Systemen) von Drüsenschläuchen, die etwa sektorenähnlich um die Cisterne herum gelagert sind. Zwischen je zwei Systemen schiebt sich nun eine Schichte des peripherischen Bindegewebes hinein und erzeugt dadurch ein Septum, welches weiter, gegen die Mitte der Drüse, in das in die Cisterne vorragende freie Septum sich fortsetzt. Ferner durchsetzt das peripherische Bindegewebe das System der Tubuli selbst, indem es jeden einzelnen Tubulus längs seines ganzen Verlaufes begleitet und an der Basalseite des Epithels desselben eine Grenzlamelle bildet, die überall deutlich zu erkennen ist.

Dem Ausbildungszustand der Drüse entsprechend sieht das zwischen den Systemen gelegene (septale) und das zwischen den Tubuli sich hinziehende (intertubuläre) Bindegewebe verschiedentlich aus. An jungen Drüsen ist es nämlich locker und nimmt einen relativ größeren Raum ein; an älteren Drüsen, bei denen infolge der

mächtig angewachsenen Anzahl der Tubuli der Raum zwischen letzteren auf einen engen Spalt reduziert ist, bildet auch das intertubuläre Bindegewebe eine einfache lamelläre Schichte. Zwischen je zwei aneinanderstoßenden Lamellen befinden sich Bindegewebskerne (Fig. 11, *BK* und *PK*) und manchmal auch Pigmentkörnchen, wie wir sehen werden.

Betrachten wir zunächst das peripherische Bindegewebe. Es sieht dem Bindegewebe des Mantelrandes sehr ähnlich, und wir können darin dieselben Elemente unterscheiden, die in jenem vorkommen. Wir erkennen die von Apáthy[1]) für die als Muscheln charakteristisch angegebene „hyaline Intercellularsubstanz, die von einem verschieden dehnbaren System mehr oder minder weiter Spalten durchzogen ist“ und zellige Bindegewebselemente enthält. Die Interzellularsubstanz, in der sich verschieden starke Bindegewebsfasern in großer Menge vorfinden und die eben stellenweise zwischen diesen membranartig ausgespannt erscheint, läßt aber an gefärbten Schnittpräparaten (am schönsten mit Eisenhämatoxylin) eine Unzahl von feinsten Fibrillen erkennen, die nach verschiedenen Richtungen bald gerade, bald zart gewunden, verlaufen.

Die zelligen Elemente, die im Bindegewebe vorkommen, sind erstens die Bindegewebszellen oder fixe Zellen (Flemming) selbst, in feine Fortsätze ausgezogen, meist mit bläschenförmigem ovalem, mehrere Nukleolen enthaltendem Kern, um den herum verdichtetes, fein granuläres Plasma liegt, versehen; zweitens große, rundliche Zellen (Fig. 10) mit meist wandständigem, bläschenartigem Kern, deren Zelleib mit groben Körnchen erfüllt ist. Sie entsprechen den von List[2]) nach Kollmann Rundzellen genannten Elementen im Mantel der Mytiliden. Anscheinend vermögen sie, wenigstens so lange sie jung sind, im Bindegewebe umher zu wandern: man trifft sie überall zerstreut und oft gruppenweise nebeneinander liegen, manchmal in den Lakunen, an. Bei großen Drüsen sind sie im peripherischen Bindegewebe sehr zahlreich, bei kleinen dagegen fehlen sie vollständig. Die Körnchen, die sie enthalten, besitzen dieselbe Größe und Farbe wie die Körnchen in den Tubuli und verhalten sich Tinktionsmitteln gegenüber genau so wie letztere. Ich trage kein Bedenken anzunehmen, daß jene wie diese stofflich dieselbe Substanz vorstellen; glaube aber nicht, daß die Rundzellen bzw. ihr Inhalt von den Tubuli etwa herstammen. Es dürfte sich

---

[1]) Zitiert bei List (a. a. O. pag. 118).

[2]) A. a. O. pag. 119.

vielmehr um Zellen handeln, die chemisch gleich tätig sind wie die Epithelzellen der Tubuli und aus der Blutflüssigkeit, mit der das Bindegewebe durchtränkt ist, dieselben Stoffe aufnehmen und in derselben Form aufspeichern, wie die Tubuli. Es ist übrigens eine bekannte Tatsache, daß einigen Bindegewebselementen eine von sonstigen Exkretionsorganen unabhängige exkretorische Funktion zukommt. Ich bin auch geneigt, die Rundzellen, ähnlich den „cellules excrétrices closes du tissu conjonctif“ von CUÉNOT[1]) für exkretorische Elemente anzusehen, die sich im Bindegewebe der Lamellibranchiaten allgemein vorfinden dürften. In der Auffassung dieser Gebilde kann ich die Ansichten CUÉNOTS allerdings nicht teilen. CUÉNOT glaubt die „cellules excrétrices closes“ der Perikardialdrüse des Mantels überhaupt gleichstellen zu sollen. Dazu sieht er sich durch den Umstand bewogen, daß beiderlei Gebilde übereinstimmend karminsaures Ammon aufnehmen. Ja, er betrachtet die Perikardialdrüse selbst als ein Organ, welches in die Kategorie der „cellules excrétrices closes“ gehöre (a. a. O. pag. 78). Weiterhin behauptet CUÉNOT, die „cellules excrétrices closes“ sowie die Perikardialdrüse des Mantels seien keine Speichernieren; denn nach seinen Beobachtungen soll der Transport der Exkretstoffe aus jenen durch Vermittlung von Amoebocyten stattfinden, wenigstens bei den Perikardialdrüsen. Wie die Ausfuhr der Exkretstoffe aus den „cellules closes“ vor sich geht, sagt uns CUÉNOT nicht.

Meiner Ansicht nach sind nun die Rundzellen bei *Pinna* den „cellules excrétrices closes“ morphologisch wohl gleichbedeutend, physiologisch hingegen lassen sich jene Rundzellen mit den von CUÉNOT untersuchten „cellules closes“ und mit der Perikardialdrüse des Mantels nur insofern vergleichen, als sie als Exkretionsorgane fungieren. Die Stoffe selbst, die in beiden Fällen ausgeschieden werden, sind, wie wir sehen werden, chemisch verschieden. Da aber nach meinem Befunde die Rundzellen bei der jungen *Pinna* fehlen und ihre Anzahl mit dem Alter des Tieres, gleichwie die Körnchenanhäufung in den Tubuli, zunimmt, so glaube ich nicht zu irren, wenn ich erstere, wie schon das Tubuliepithel, mit Rücksicht auf die Körnchenbildung, als exkretorische Speicherorgane auffasse. Daß diese Speicherorgane einen Stoff aus dem Blute aufnehmen und verarbeiten, der von den Exkreten der „cellules closes“ chemisch abweicht, erscheint mir von nebensächlicher Bedeutung. Wie auch CUÉNOT selbst zugibt, ist die Einteilung der exkretorischen Elemente

[1]) L. CUÉNOT, L'excrétion chez les Mollusques. Archives de Biologie. Tome XVI, 1900. Vgl. pag. 59 und 78.

in „reins à indigo“ und „reins à carminate“ eine provisorische und möglicherweise gibt es noch andere, chemisch-physiologisch verschiedene exkretorische Elemente im Organismus als die von ihm unterschiedenen (a. a. O. pag. 54, 55).

Als freie Elemente erscheinen im Bindegewebe noch kleine Massen von chromgelben Pigmentkörnchen (Fig. 5 *b*), die man sonst überall im Mantelrand und in der Wimperrinne von *Pinna* zerstreut findet. Im Vergleich zu den Körnchen der Tubuli und der Rundzellen besitzen die chromgelben Pigmentkörnchen eine viel geringere Größe, wie aus Fig. 5 hervorgeht, die beiderlei Produkte aus einer frisch präparierten Drüse nebeneinander zeigt. Auch färberisch lassen sich die chromgelben Körnchen von den anderen unterscheiden: sie nehmen keinen der angewandten Farbstoffe an. An ihrer gelben Farbe sind sie immer leicht zu erkennen. Bei größeren Drüsen trifft man sie nicht so häufig wie die Rundzellen an. Sie liegen in der Bindegewebssubstanz zerstreut sowie auch in den Lakunen zu rundlichen oder unregelmäßigen Gruppen gehäuft.

Manchmal sind die Kerne der fixen Zellen von chromgelben Körnchen ganz oder teilweise umgeben. Letztere findet man ferner in den Septen und sogar in dem engen intertubulären Bindegewebe zwischen je zwei Grenzlamellen des Tubuliepithels. Über die Bedeutung dieser gelben Pigmentkörnchen vermag ich nichts bestimmtes auszusagen.

Das peripherische Bindegewebe enthält neben den bereits besprochenen noch verschiedene andere Gebilde, die für das Bindegewebe der Muscheln charakteristisch sind. Zahlreiche stärkere Bindegewebsfasern durchziehen die Schichte nach allen Richtungen. Ab und zu kann man eine angeschnittene Nervenfaser sehen, die zu verfolgen aber auf den mir zur Verfügung stehenden Präparaten nicht gut möglich war.

Blutlakunen (Fig. 11, *Lac*) sind im peripherischen Bindegewebe sehr zahlreich, so zwar daß an manchen Partien auf Schnitten die von den Lakunen eingenommene Fläche viel größer ist als die von der Gewebsmasse bedeckte. Groß und klein, rund oder länglich, umgeben die Lakunen den Drüsenkörper vollständig. Ihre Wand hebt sich oft nicht besonders scharf ab: die Lakune erscheint einfach als eine Unterbrechung des Bindegewebes, welches gegen das Lumen der Lakune sich verdünnt und eine ganz verschwommene Kontur bildet. Oft scheinen auf Schnitten Fasern des Bindegewebes in das Lumen hineinzuragen. Manchmal ist das Plasma um die Lakune herum von etwas dichterer Beschaffenheit und färbt sich stärker.

Auf einem Querschnitt durch das drüsige Organ sieht man regelmäßig einige (3—4) dorsale und (meist 2) ventrale Lumina, deren Wand durch eine besonders dicke, faserreiche Grenzschichte ausgezeichnet ist, die auch Muskeln zu enthalten scheint. Wahrscheinlich sind das die Blutgefäße, die nach den Injektionen von MILNE EDWARDS und MÉNÉGAUX von der zweiten Viszeralarterie ausgehen und den Drüsenkörper überziehen. Diese Gefäßlumina sind mit Lymphzellen vollgepfropft und enthalten außer diesen keine anderen Elemente. In den Lakunen hingegen sind gewöhnlich wenige Lymphzellen zu finden, nebstdem aber kleine, körnchenführende Exkretzellen (Wanderzellen) sowie Massen von gelben Pigmentkörnchen. Freilich tritt der Unterschied zwischen Lumina von Gefäßen und Lakunen nicht immer scharf zutage, besonders an Stellen, wo diese und jene ineinander übergehen.

Das peripherische Bindegewebe geht zwischen je zwei Tubulisystemen in das septale über. An demselben können wir einen, zwischen den Tubuli gelegenen, septalen Abschnitt im engeren Sinne von dem Abschnitt, der als dessen Fortsetzung an der Bildung der freien Septen sich beteiligt, unterscheiden.

Das Bindegewebe der freien Septen (Fig. 6, *Bdg*) weist keinen Unterschied von dem peripherischen auf; das septale Bindegewebe dagegen ist durch kompaktere Beschaffenheit von ersterem ausgezeichnet und bildet eine nicht dicke, ungleich starke Schichte, die von der Peripherie gegen die Mitte der Drüse zieht. Es entbehrt der Lakunen fast vollständig; die wenigen vorhandenen sind klein. Das septale Bindegewebe färbt sich mit Hämatoxylin besonders stark. Es zeigt, gleichwie die an den Drüsenkörper anstoßende Zone des peripherischen Bindegewebes, zahlreiche durch Grenzlamellen konturierte Gruppen von großen Kernen (Fig. 11, *T*), die jugendlich aussehen und ähnlich wie bei Syncytien nebeneinander gelagert sind. Es sind die an die blinden Enden der Tubuli sich anschließenden Partien der Drüse, aller Wahrscheinlichkeit nach die Bildungszone von neuen peripherischen Abschnitten der in die Länge wachsenden Tubuli.

Auch die einzelnen Tubuli sind an der Außenseite mit Bindegewebe umgeben; diese intertubuläre Schichte ist sehr dünn; sie reduziert sich beinahe immer auf je eine Grenzlamelle (Fig. 11, *Gz L*), die das Tubuliepithel überall begleitet. Oft treten die Grenzlamellen zweier anstoßender Tubuli so eng aneinander, daß dazwischen kein freier Raum übrig bleibt und das Vorhandensein eines Bindegewebes lediglich durch die länglichen abgeflachten Kerne *(BK)* angedeutet wird, die man hie und da antrifft. Manchmal treten in den engen Spalt-

raum noch gelbe Pigmentkörnchen *(PK)* hinzu, die ebenfalls dem peripherischen Bindegewebe entstammen.

Nach außen hin grenzt das peripherische Bindegewebe an die äußere Epithelbedeckung *(Ep)* des drüsigen Organs, die als Fortsetzung einerseits des Rumpfepithels, andrerseits des Oberlippenepithels der *Pinna* zu betrachten ist. Es ist ein zylindrisches Epithel mit gemischten Elementen, bestehend aus Schleimdrüsenzellen und bewimperten Stützzellen. Eosinophile, grobkörnige Drüsenzellen sind im äußeren Epithel der Drüse nicht nachzuweisen.

Bevor ich die Beschreibung des drüsigen Organs abschließe und zur Erörterung seiner Bedeutung übergehe, möchte ich noch kurz erwähnen, daß bei ganz jungen *Pinna*exemplaren das drüsige Organ einen viel einfacheren Bau hat. Das Organ einer *Pinna* von 4—5 *cm* Länge zeigt auf einem Querschnitt eine sehr dünne peripherische Bindegewebsschichte, die umfangreiche Lakunen enthält. Sie umfaßt den Drüsenkörper, dessen Tubuli noch keine Sonderung in Systeme aufweisen. Die dorsoventral verlaufenden Tubuli in nicht großer Zahl vorhanden (auf einem Querschnitt 18—20), mit deutlichen großen Kernen, ohne Körnchen im Epithel, mit inhalterfülltem Lumen, von einer bindegewebigen Grenzlamelle begleitet, bilden ein einziges System und münden alle direkt in die Cisterne, welche mit bläschenartigen Sekretmassen reichlich erfüllt ist.

Zwischenstufen zwischen einem solchen Ausbildungszustand und demjenigen von großen Drüsen, wie er im vorhergehenden beschrieben wurde, fehlen mir zur Zeit, so daß ich nicht angeben kann, wie die spätere Differenzierung vor sich geht. Wahrscheinlich liefert das Cisternenepithel die Auskleidung der erweiterten Gänge, unter gleichzeitiger lokaler Wucherung des Bindegewebes zur Bildung der Septen und Hand in Hand gehender Vermehrung der Tubuli.

III. Bedeutung des drüsigen Organs.

Das morphologische Bild des drüsigen Organs läßt mit aller Wahrscheinlichkeit schließen, daß die Drüse eine exkretorische Funktion hat. Dafür spricht der Umstand, daß dieselbe, von anderen Organen isoliert, eingebettet zwischen Blutlakunen, frei im Bindegewebe liegt. Darauf weist ferner der Bau derselben aus Tubuli hin, welche alle schließlich in einen großen Hohlraum münden, der mit der Mantelhöhle in offener Kommunikation steht.

Wie aus der histologischen Beschreibung hervorgeht, bestehen die Tubuli aus einem Epithel, dessen Zellen Körnchen führen. Es

ist anzunehmen, daß die Körnchen als Plasmadifferentiierungen in den Zellen unter Einfluß der sie umgebenden Blutflüssigkeit heranwachsen. Sie verbleiben dann in den Zellen, häufen sich in den Tubuli und erweiterten Gängen massenhaft an und können zu konkrementartigen Klumpen zusammenschmelzen. Das ist besonders in den zentralen Partien der Drüse der Fall. Daß die Körnchen sich etwa auflösen und als Flüssigkeit in die Cisterne gelangen (eine Annahme, zu deren Gunsten hier keine Beobachtung vorliegt), scheint mir auch aus dem Grunde unwahrscheinlich, daß in größeren, d. h. älteren Drüsen die Körnchenanhäufung viel stärker ist als in kleineren.

Neben der Bildung von Exkretkörnchen zeigt das Epithel der Tubuli das Vermögen, eine Flüssigkeit abzusondern, die das Lumen derselben erfüllt und zweifelsohne in die Cisterne gelangt. Die Tatsache, daß dasselbe Epithel einerseits als Speicherorgan fungiert, andrerseits eine Flüssigkeit absondert, finden wir noch bei der Niere und der Perikardialdrüse der Lamellibranchiaten wieder, bei denen in demselben Gewebe beide Tätigkeiten vereint sind.

Als Produkt des Cisternenepithels erscheinen die oben beschriebenen hellen Blasen, die man in der Cisterne vorfindet. Zweifellos stehen sie mit der exkretorischen Tätigkeit des Organs im Zusammhang. Ähnliche Blasen, mit stark lichtbrechenden Körperchen, sah ich im Schleim von *Solen* und in der Schleimmasse aus dem Mantel einer *Cassidaria*. Der Form nach lassen sie sich mit den von Beuk[1]) aus der Niere von *Teredo* beschriebenen Blasen, ferner mit den von Enriques[2]) beschriebenen grünlich schimmernden, körnchenführenden Sekrettropfen aus dem Lebersekret von *Aplysia limacina* vergleichen, wenngleich die Substanz, aus der diese Gebilde bestehen, chemisch verschieden sein dürfte.

Was nun die stoffliche Beschaffenheit sowohl der Körnchen als auch der übrigen Bestandteile der Drüse anbelangt, so war es mir nicht möglich, etwas bestimmtes zu ermitteln. Dazu wäre eine genaue chemische Analyse des Organs erforderlich. Was ich in bezug auf ihre chemischen Eigenschaften mitteilen kann, beschränkt sich auf folgendes:

Wenn man das aus einer *Pinna* frisch exstirpierte drüsige Organ mittelst eines Schnittes durch die Mitte spaltet und die

---

[1]) S. Beuk, Zur Kenntnis des Baues der Niere und der Morphologie von Teredo, in Arb. aus den Zoolog. Instit. Wien, Tom. XI, 1899, Taf. I, Fig. 6.

[2]) P. Enriques, Il fegato dei molluschi e le sue funzioni, in Mitt. Zool. Station Neapel, Bd. XV, 1902, Taf. XVII, Fig. 93 und 94.

Schnittflächen mit neutralem Lackmuspapier in Berührung bringt, so nimmt man nach einigen Sekunden eine deutliche Rötung des Papieres wahr. Wird diese rote Stelle mit Kalilauge behandelt, so tritt blaue Färbung ein. Die Flüssigkeit, die aus der Drüse in das Papier hineingesogen wird, gibt somit eine saure Reaktion.

Von der Vermutung ausgehend, daß das Organ Harnsäure enthalten könne, ließ ich die Murexidprobe anstellen. Die Probe ergab aber mit Deutlichkeit, daß das Organ keine Harnsäure enthält. Das negative Ergebnis steht mit den Resultaten zuverlässiger chemischer Analysen auf Harnsäure vollkommen im Einklang, welche das Vorkommen der bei Cephalopoden und Gastropoden allgemein nachgewiesenen Harnsäure bei Lamellibranchiaten stets vermißten [1])

Die Körnchen sind bei Zusatz von einigen Tropfen einer starken Säure unlöslich, auch durch sauere Fixierungsflüssigkeiten werden sie nicht zerstört. Löslich sind sie dagegen in alkalischen Reagentien. Ein Schnittpräparat, das mit Thionin schon gefärbt war, wurde nach Auswaschen in destilliertem Wasser in eine starke Lösung von Lithiumkarbonat überführt, worauf es in der gewöhnlichen Weise weiterbehandelt und eingeschlossen wurde. Die Körnchen waren nirgends zu sehen. Ein zweiter Versuch mit einer konzentrierten Lösung von Lithiumkarbonat zeigte, daß nach einigen Stunden die Körnchen verschwinden, während das Gewebe intakt bleibt.

Lithiumsalze sind bekanntlich ein Lösungsmittel für Harnsäure und wäre diese Reaktion an sich maßgebend, so würde dieses Ergebnis mit dem der Murexidprobe in Widerspruch stehen. Um die Frage zu entscheiden, wurde daher ein Schnitt mit 10⁰/₀iger Kalilauge behandelt: nach wenigen Stunden waren alle Körnchen gelöst, während das Gewebe und der Inhalt der Tubuli mit Karmin sich schön färben ließen. Somit scheint die Auflösung der Exkretkörnchen in den Tubuli und den Rundzellen von Alkali überhaupt hervorgerufen zu werden. Auch die chromgelben Pigmentkörnchen sind nach Behandlung mit Alkali auf Präparaten nicht mehr nachweisbar.

Hinsichtlich der tinktoriellen Reaktion der Körnchen sowohl als des Inhalts der Tubuli sei hier auf die histologische Beschreibung des Organs verwiesen.

---

[1]) A. Letellier, a. a. O. pag. 151. — P. Marchal, L'acide urique et la fonction rénale chez les Invertébrés. Mém. Soc. Zool. de France, Tom. III, 1e Partie, Paris 1889, pag. 85. — O. v. Fürth, Vergleichende chemische Physiologie der niederen Tiere. Jena 1903, pag. 271, 272 u. 303.

Auch eine andere anderswo mit Erfolg angewandte Methode wurde zur Feststellung der Funktion der Drüse versucht, nämlich die physiologische Injektion und die Fütterung der Versuchstiere mit schwachen Lösungen von Farbstoffen. Es wurde nach der KOWALEVSKYschen Methode verfahren. [1]) Ein Gemisch von 1 *g* karminsaurem Ammon und 1 *g* Indigokarmin gelöst in 200 cm^3 Aqua dest. mit Zusatz von 1·8 *g* Chlornatrium wurde in die Leibeshöhle bei zwei Exemplaren (einem größeren und einem kleineren) von *Pinna* injiziert. Eine dritte *Pinna* wurde in reines Seewasser gebracht, dem eine kleine Menge des KOWALEVSKYschen Gemisches zugesetzt wurde, so daß das Wasser eine zart violette Farbe angenommen hatte. Nach 24 Stunden wurden den Versuchsobjekten die eine Schalenklappe wegpräpariert: die Tiere waren sehr frisch und reagierten recht lebhaft auf Berührung. Die Rückströmung des Mantels verlief sehr schnell. In der Wimperrinne waren kleine rotgefärbte Schleimmassen zu sehen, die ihre Färbung möglicherweise mit Karmin beladenen ausgetretenen Amoebocyten verdankten.

Die kleinere *Pinna* zeigte, wie nach KOWALEVSKY zu erwarten war, eine blau gefärbte Niere. Durch die Perikardwand schien, als ein roter Streifen, der Darm, der voll von mit Schleim durchsetztem karminsaurem Ammon erfüllt war, durch. In der Perikardhöhle waren auch spärliche kleine rote verschleimte Klümpchen zu sehen. Die Vorhöfe und die Perikardwand selbst wiesen makroskopisch keine Färbung auf. Das drüsige Organ aber blieb unverändert: es zeigte seine gewöhnliche braune Farbe.

Dasselbe Ergebnis erzielte ich mit dem großen Exemplar von *Pinna*. Das drüsige Organ nahm keine Färbung an. Die Leber erschien hier dunkelviolett gefärbt.

Ebenso wenig ließ sich durch das KOWALEVSKYsche Gemisch eine Färbung bei dem Versuchsobjekte hervorrufen, welches mit der Lösung gefüttert wurde. Hier erschienen die Muskeln, besonders der hintere Schalenadduktor, zart rosa gefärbt, was auf ein exkretorisches Vermögen der Muskeln hinzuweisen scheint.

Ich möchte noch hinzufügen, daß an einem jungen Exemplare von *Pinna*, das einige Zeit hindurch mit einer schwachen Lösung von Bismarckbraun gefüttert wurde, das drüsige Organ eine deutliche braune Färbung aufwies. Da aber auch andere Organe, welche

---

[1]) A. KOWALEVSKY, Ein Beitrag zur Kenntnis der Exkretionsorgane. Biolog. Zentralbl., Bd. IX, 1889, pag. 69 ff.

nicht spezifisch exkretorisch wirken, wie Mantel und Kiemen, ebenso intensiv braun gefärbt waren, so gestattet diese mit Bismarckbraun erzielte Färbung des drüsigen Organs keinen einwandfreien Schluß auf dessen physiologische Bedeutung.

Aus dem Mitgeteilten geht hervor, daß die genaue Feststellung des vom drüsigen Organ gelieferten Sekretes vorderhand noch aussteht.

* * *

Auch der Versuch, dieses Organ morphologisch genauer zu definieren, bringt uns nicht die gewünschte Aufklärung. Wir müssen uns daher hier lediglich mit Vermutungen begnügen, bis uns die Kenntnis der Entwicklungsgeschichte desselben in dieser Frage einiges Licht verschafft.

Die Auffassung des Organs, die Poli als mutmaßlich hinstellte, es handle sich um eine Speicheldrüse, ist nach unseren Untersuchungen nicht aufrecht zu erhalten, denn es fehlt jede direkte Beziehung der Drüse zum Darmtraktus. Auch würde eine Buccaldrüse bei *Pinna* überhaupt eine innerhalb der Klasse der Lamellibranchiaten einzig dastehende Bildung vorstellen, die als eine die Nahrungsaufnahme oder die Verdauung fördernde Einrichtung nicht recht verständlich erschiene, da hinsichtlich dieser Funktionen sich *Pinna* von den übrigen Lamellibranchiaten nicht unterscheidet. Auch der Umstand, daß die Ausführungsöffnung der Drüse oberhalb der Oberlippe, also außerhalb des Mundbereiches liegt. scheint darauf hinzuweisen, daß das Organ seine Entstehung nicht durch Ausstülpung aus dem Darm nimmt.

Ebensowenig dürfte die Drüse als eine, sei es muköse, sei es visköse, Hautdrüse, als ein Derivat des Mantels angesehen werden. Denn erstens liegt sie vor der Oberlippe und gehört demnach der Kopf- oder Rumpfregion an. Könnten auch das äußere Epithel der Drüse sowie das Cisternenepithel, wegen ihrer Übereinstimmung im histologischen Bau mit dem Mantel, als Derivate dieses letzteren gelten, so ließe sich der Drüsenkörper selbst wohl schwerlich auf den Mantel zurückführen. Es möge hier eine Bemerkung Thieles[1]) Platz finden, die die Auffassung des Organs verdeutlichen kann. Nach Thiele sollen Manteldrüsen, das sind ektodermale Gebilde, stets aus Stützzellen und aus den spezifischen Drüsenzellen zusammengesetzt sein. Dagegen bestehen Drüsen, die aus dem Ento-

[1]) J. Thiele, Beiträge zur Kenntnis der Mollusken. III. Über Hautdrüsen und ihre Derivate. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. LXII, 1897, pag. 662.

oder Mesoderm entstehen, immer aus einerlei Elementen; sie entbehren der Stützzellen; ihre Ausführungsgänge aber, die ektodermaler Natur sind, erweisen sich als von einem zusammengesetzten Epithel ausgekleidet. Träfe diese THIELEsche Regel in unserem Falle zu, so wäre das drüsige Organ als ein Organ zu betrachten, das seinem Ursprung nach zum Teil ektodermal wäre (Ausführungsgang, Cisterne, erweiterte Gänge), zum Teil aber, was die Tubuli betrifft, nicht ektodermal. Eine Entscheidung darüber zu treffen ist, so lange seine Entwicklung nicht bekannt ist, unmöglich.

Es bleibt uns noch einer Möglichkeit der Deutung des drüsigen Organs zu gedenken. Die durch die Untersuchungen von GROBBEN [1]), PELSENEER [2]), CUÉNOT [3]) und HENRIETTE BOLTZMANN [4]) bei den verschiedensten Familien der Lamellibranchiaten nachgewiesene Perikardialdrüse fehlt bei *Pinna* sowohl als Perikardialdrüse des Vorhofs als des Mantels. Es wäre daher die Vermutung naheliegend, im drüsigen Organ eine für die fehlende Perikardialdrüse vikariierende Einrichtung zu erblicken. Allerdings läßt die physiologische Injektion schließen, daß die im drüsigen Organ ausgeschiedenen Körnchen nicht aus derselben Substanz bestehen wie die Produkte der Perikardialdrüse bei anderen lamellibranchiaten Mollusken. Wenn wir aber bedenken, daß *Pinna* in ihrem Chemismus durch das Vorkommen von Mangan im Blut und in den Nierenkonkrementen sich von allen anderen untersuchten Muscheln auszeichnet [5]), und daß, allgemein gesprochen, im Stoffwechsel bei verschiedenen Tieren bei analoger Funktion ganz verschiedene Substanzen entstehen können, so erscheint die Annahme nicht unbegründet, daß das drüsige Organ sich in diesem Sinne für die fehlende Perikardialdrüse vikariierend entwickelt haben dürfte.

* * *

Zum Schluß noch ein Wort über die Benennung des drüsigen Organs. Die für das hier besprochene Organ angewendeten Bezeichnungen von POLI („Speicheldrüse“) und MÉNÉGAUX („hernie hépa-

---

[1]) K. GROBBEN a. a. O. Die auf Pinna bezügliche Stelle befindet sich auf pag. 21.

[2]) P. PELSENEER, Contribution à l'étude des Lamellibranches. Archives de Biol., Tom. XI, 1891.

[3]) L. CUÉNOT a. a. O.

[4]) HENRIETTE BOLTZMANN, Beiträge zur Kenntnis der Perikardialdrüse der Lamellibranchiaten. Arbeiten aus den Zool. Inst. Wien, Tom. XVI, 1906.

[5]) O. v. FÜRTH a. a. O. pag. 69 u. 274.

tique“) kommen bei näherer Kenntnis desselben nicht mehr in Betracht. Da wir aber weder über die morphologische Ableitung noch über die physiologische Funktion des drüsigen Organs etwas bestimmtes auszusagen imstande sind, so fehlt uns die Möglichkeit, ein besonders bezeichnendes Wort für dasselbe vorzuschlagen. Man könnte es, seiner Lage nach, das präorale drüsige Organ der *Pinna* nennen, was allerdings etwas umständlich erscheinen mag. So lange nun die Bedeutung des drüsigen Organs nicht bekannt ist, möge dasselbe nach seinem ersten Beobachter, dem um die Kenntnis der Anatomie von *Pinna* sowie mancher anderer niederer Tiere des Mittelmeers hochverdienten Forscher J. X. Poli, die Polische Drüse genannt werden.

Zusammenfassung der Hauptergebnisse.

Aus den oben mitgeteilten Beobachtungen und Erwägungen ergibt sich, daß das bei der Gattung *Pinna* vorkommende, präoral gelegene drüsige Organ, das ich Polische Drüse nenne, eine aller Wahrscheinlichkeit nach exkretorisch tätige, in die untere Mantelkammer durch einen seitlichen Gang mündende, tubulöse Drüse ist, welche sowohl als Speicherorgan fungiert, als auch ein flüssiges Sekret absondert. Es ist zur Zeit nicht möglich, sie mit anderen bekannten Drüsen bei anderen Lamellibranchiatenformen zu vergleichen. Sie dürfte als eine für die bei *Pinna* fehlende Perikardialdrüse vikariierende Bildung aufgefaßt werden.

Tafelerklärung.

Allgemeine Buchstabenbezeichnung.

A = Ausführungsgang.
Aa = vorderer Adduktor der Schale.
Bdg = Bindegewebe.
Bl = Bläschen aus dem Inhalt der Cisterne.
BK = intertubulärer Bindegewebskern.
C = Cisterne.
Co = Konkrement.
D = vorderes Divertikel des Mantelraumes.
DO = das drüsige Organ.
EG = erweiterte Gänge.
Ep = Epithel.
EpZ = Epithelzelle.
F = Hautfalte am Ausführungsgang der Drüse.
G = Gerinnsel von gelöster Schleimsubstanz in der Cisterne.
GzL = bindegewebige Grenzlamelle.
I = Inhalt des Tubulus.
K = Kern im Epithel des Tubulus.
Kö = Körnchen im Epithel des Tubulus.
KöZ = Körnchenzellen.
L = Leber.
Lac = Blutlacune.
M = Magen.
N = Nerv.
Oe = Oesophagus.
OL = Oberlippe.
PK = chromgelbe Pigmentkörnchen.
Ra = vorderer Retraktor des Fußes.
RS = Rindenschichte.
S = Sekretschichte.
SchDZ = Schleimdrüsenzelle.
SH = Sekrethügel.
T = Querschnitt durch das blinde Ende der peripherischen Partie eines Tubulus.
UL = Unterlippe.

Fig. 1. Längsschnitt durch das Vorderende eines größeren Exemplares von Pinna nobilis in natürlicher Größe. Vom drüsigen Organ liegt hier die elliptische Modifikation vor.

Fig. 2. Querschnitt durch ein Organ der zweilappigen Modifikation. Umrisse gezeichnet mit der Abbéschen Kamera (Zeiss, Ob. a_2 Oc. 2), sodann um die Hälfte verkleinert. Der Bau der Drüse schematisiert. Im rechten Lappen das Verhalten der Tubuli zu den erweiterten Gängen und der Cisterne dargestellt. Der linke Lappen zeigt die Verteilung der Körnchen in der Drüse.

Fig. 3. Querschnitt durch einen jungen Tubulus aus der Peripherie des drüsigen Organs. (Zeiss, Ob. E, Oc. 2.)

Fig. 4. Epithel eines älteren Tubulus mit Exkretkörnchen ganz erfüllt. (Zeiss, Ob. E, Oc. 4.)

Fig. 5. *a* Körnchen und Konkrement aus den Tubuli; *b* chromgelbe Körnchen aus dem Bindegewebe. Nach einem frischen Präparat bei starker Vergrößerung frei gezeichnet.

Fig. 6. Epithel eines erweiterten Ganges; zugleich freies Septum. (Zeiss, Ob. C, Oc. 5.)

Fig. 7. Einige Blasen aus dem Inhalt der Cisterne. Nach einem frischen Präparat bei starker Vergrößerung frei gezeichnet.

Fig. 8. Schleimdrüsenzellen aus einem erweiterten Gang. Sublimat. (Zeiss, Ob. E, Oc. 4.)

Fig. 9. Einige Zellen aus dem Epithel der Cisterne. Perényi. (Zeiss, Ob. E, Oc. 2.) Die freien Bläschen etwas stärker vergrößert gezeichnet.

Fig. 10. Drei Rundzellen aus dem peripherischen Bindegewebe. Perényi. (Zeiss, Ob. E, Oc. 4.)

Fig. 11. Längsschnitt durch einige Tubuli aus der Peripherie der Drüse. Kombiniertes Bild. Sublimat. (Reichert, Ob. 8a, Oc. 2.)

Druck von Gottlieb Gistel & Cie., Wien, III., Münzgasse 6.

Berichtigung.

Seite			Zeile			
Seite 9,	Zeile	4	von unten	statt	„linken“:	„rechten“.
„ 14,	„	6	„ „	„	„linken“:	„rechten“.
„ 17,	„	4	„ oben	„	„linken“:	„rechten“.
„ 17,	„	9	„ „	„	„links“:	„rechts“.
„ 29,	zu Fig. 2,	Zeile 3		„	„rechten“:	„linken“.
„ 29,	„ „ 2,	„ 4		„	„linke“:	„rechte“.

Fig. 7. Einige Blasen aus dem Inhalt der Cisterne. Nach einem frischen Präparat bei starker Vergrößerung frei gezeichnet.

Fig. 8. Schleimdrüsenzellen aus einem erweiterten Gang. Sublimat. (ZEISS, Ob. E, Oc. 4.)

Fig. 9. Einige Zellen aus dem Epithel der Cisterne. PÉRÉNYI. (ZEISS, Ob. E, Oc. 2.) Die freien Bläschen etwas stärker vergrößert gezeichnet.

Fig. 10. Drei Rundzellen aus dem peripherischen Bindegewebe. PERÉNYI. (ZEISS, Ob. E, Oc. 4.)

Fig. 11. Längsschnitt durch einige Tubuli aus der Peripherie der Drüse. Kombiniertes Bild. Sublimat. (REICHERT, Ob. 8a, Oc. 2.)

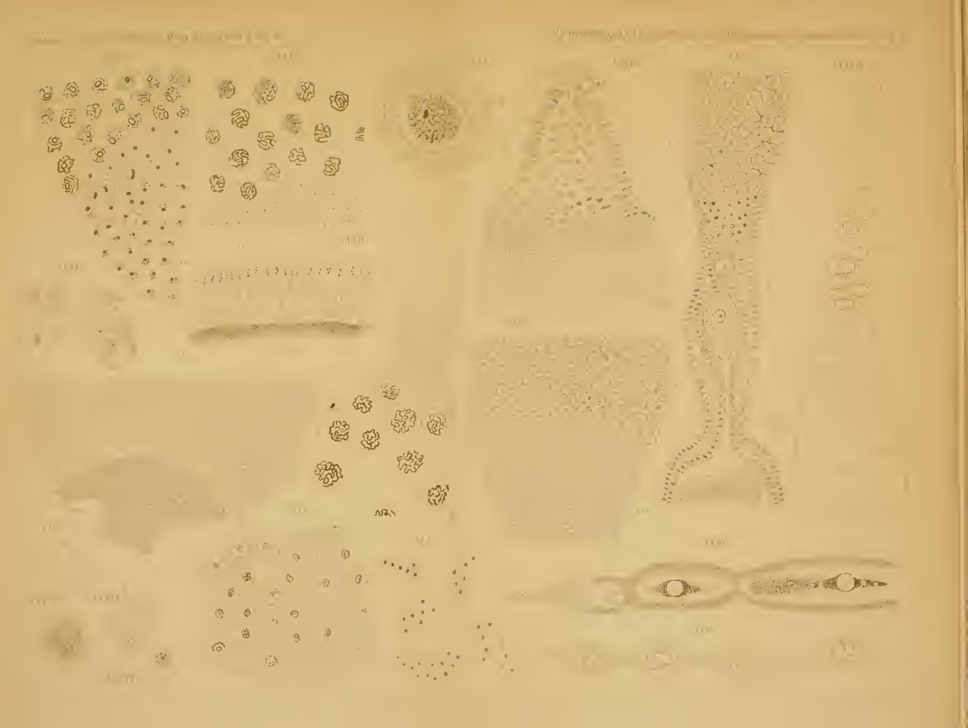
Druck von Gottlieb Gistel & Cie., Wien, III., Münzgasse 6.



















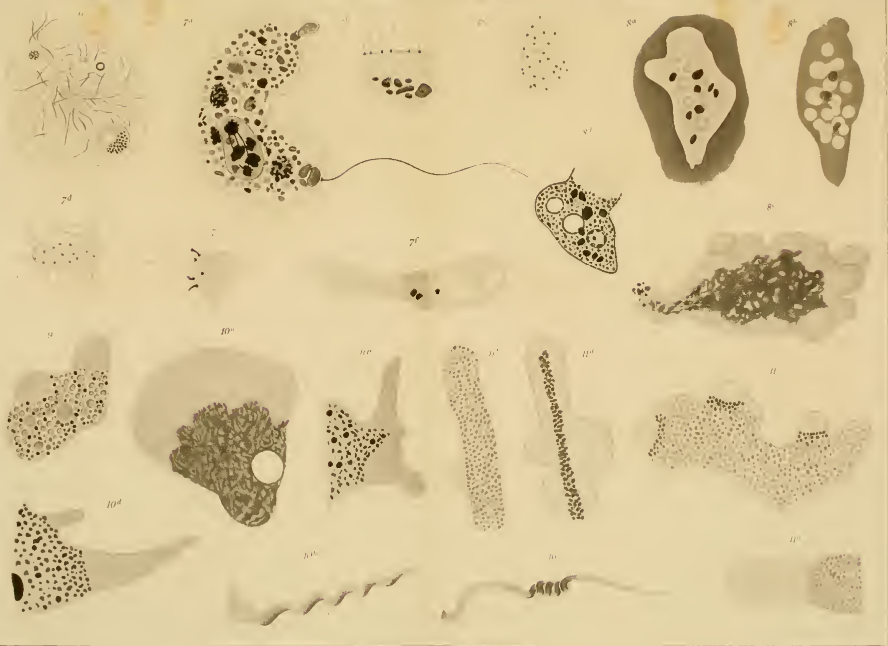








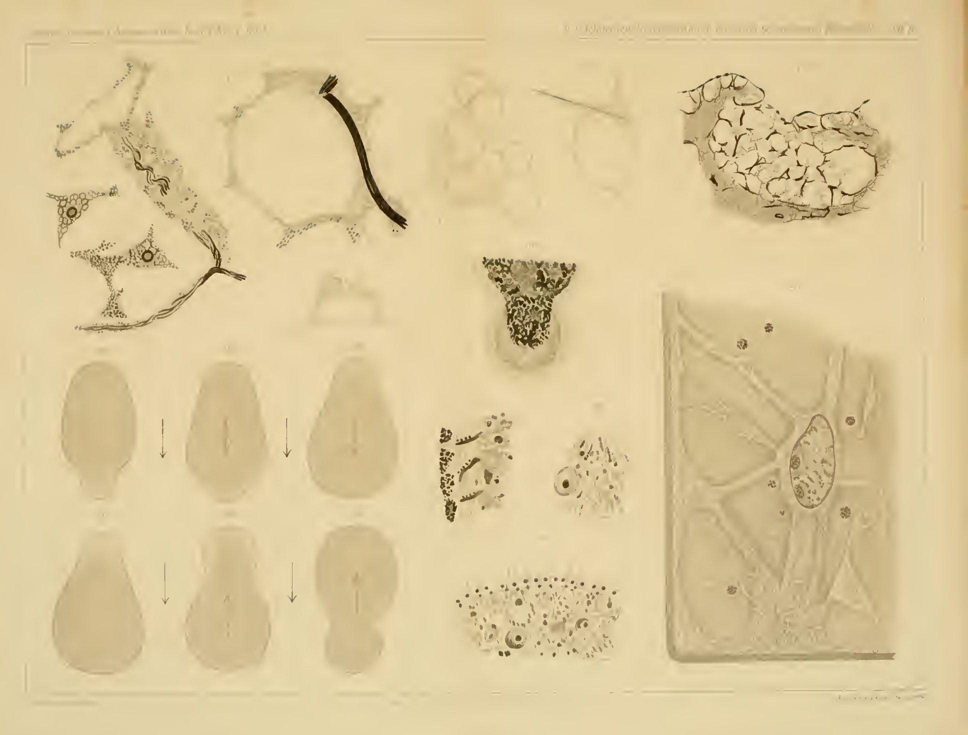



7a
7d
7f
8a
8b
8c
9
10a
10d
11



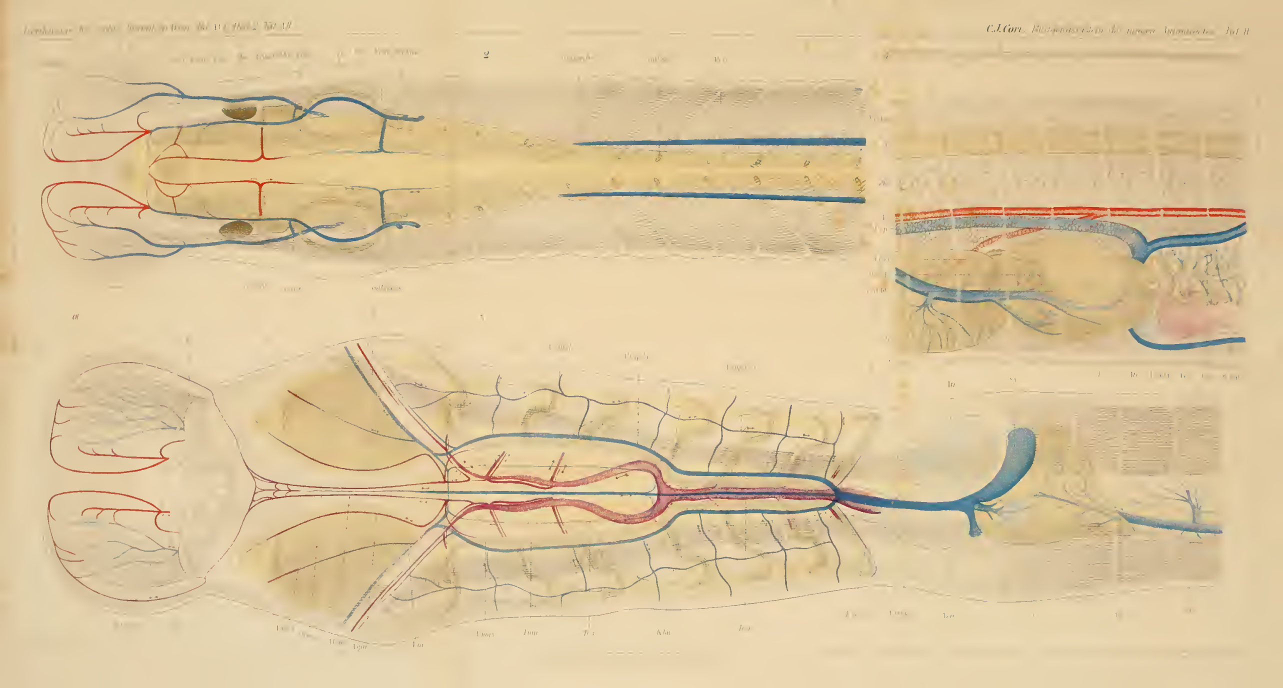
12a













6

10

11

14

7

XIII

Rp

Ch

Ao

Abu

Rm

Mam

8

9

12

13

K

Ch

Ao

Kka

D

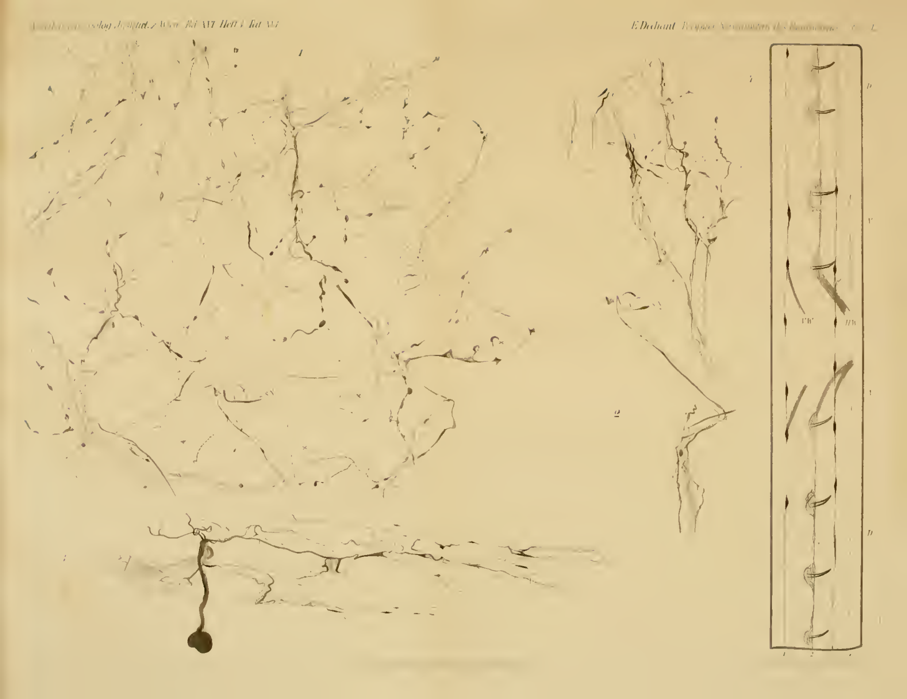




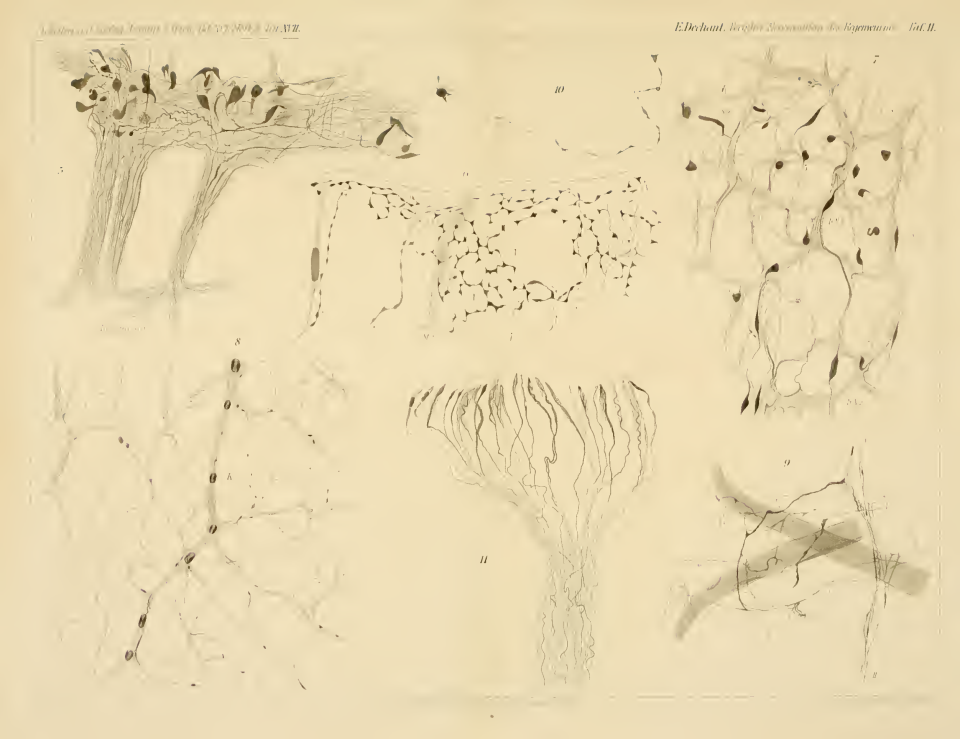











5
10
7
8
9
11

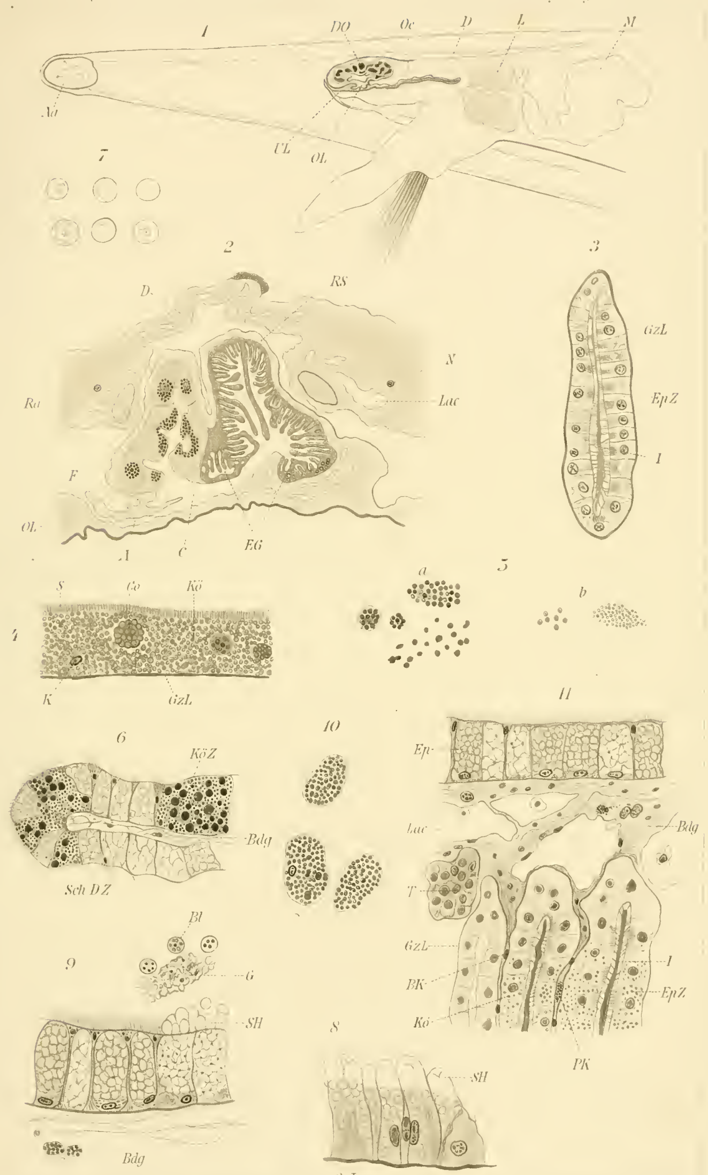


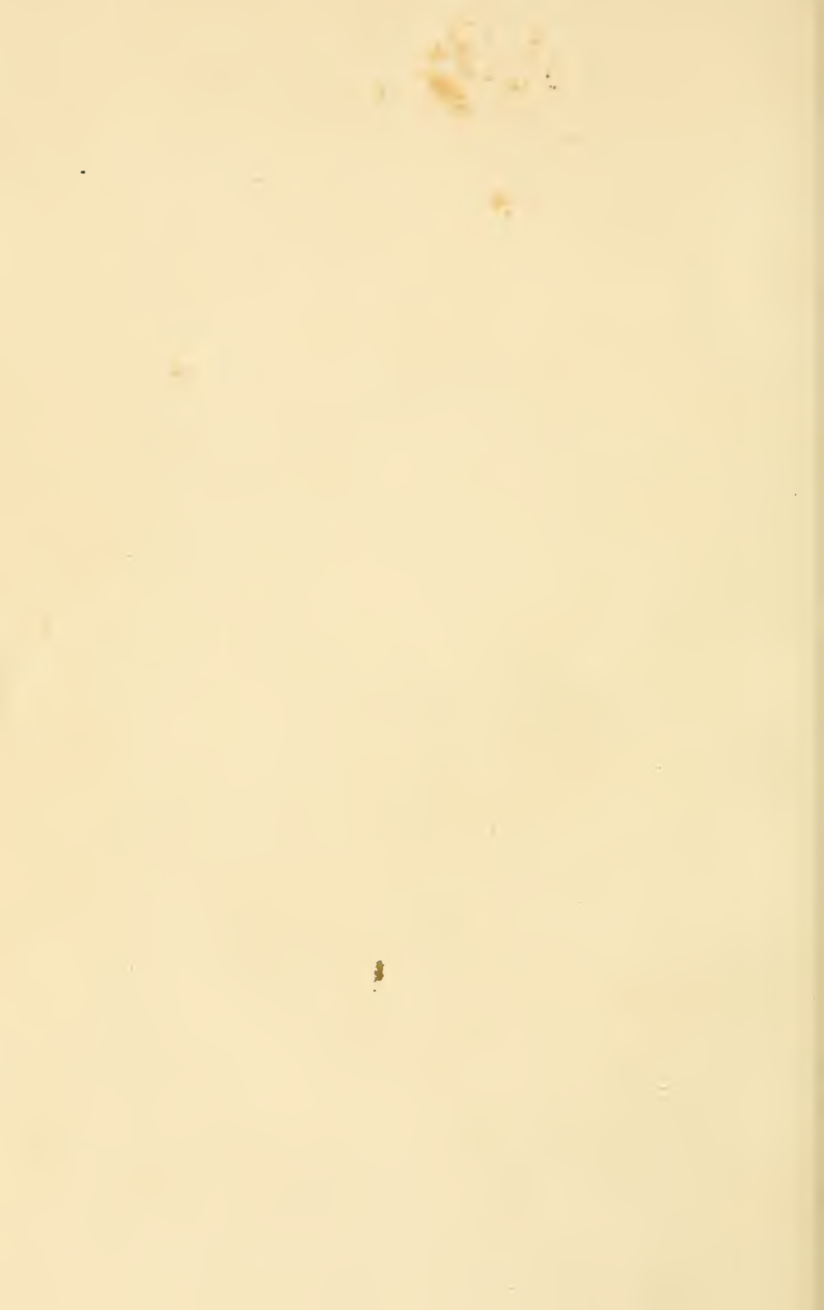




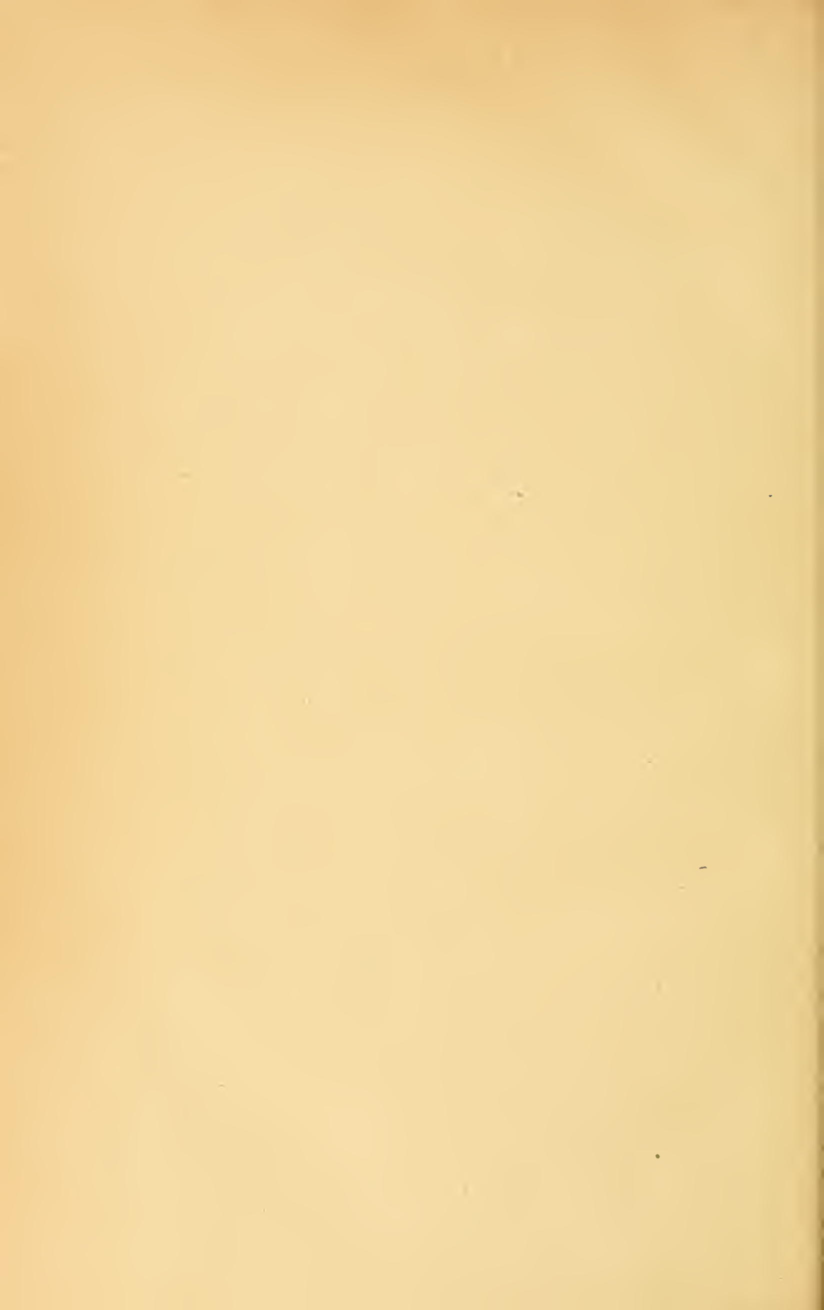

1
a
b
2
a
b
3
b
a
4
5
a
b
6
b
a
7
8
9
a
b

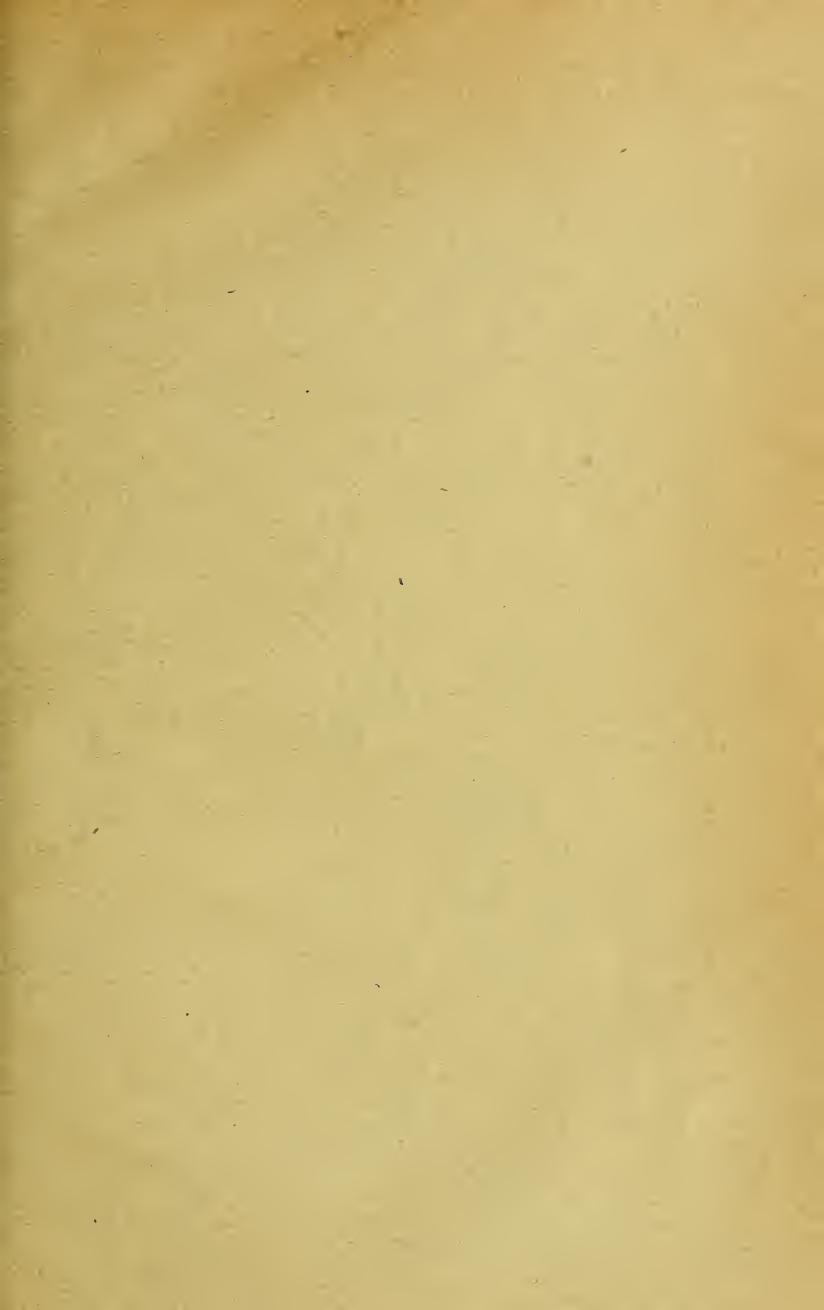



1
DO
Oc
D
L
M
Na
UL
OL
7
2
3
D
RS
GzL
N
Ra
Lac
EpZ
I
F
OL
A
C
EG
a
5
b
S
Co
Kö
4
K
GzL
11
10
6
KöZ
Ep
Bdg
Lac
Bdg
Sch D Z
T
Bl
GzL
9
G
BK
I
EpZ
Kö
SH
8
PK
SH
Bdg
GzL

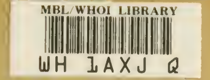











MBL/WHOI LIBRARY
WH 1AXJ Q


1341

